Tome 72, nº 44. — Décembre 1965

Die Kormentektonik der Plumulariiden

(Coelenterata, Hydrozoa)

von

D. Adrian von SCHENCK

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 35 Text-Abbildungen, und 5 Tafeln, wovon 1 dreifarbige ausser Text.

INHALTSVERZEICHNIS

Vorbemerkungen 888

DIE TEKTONISCHEN GRUNDELEMENTE

Einleitung 891

Die Zoide

Einleitung 891
Das Gastrozoid, der Hydranth, die Hydrothek 891
Das Machozoid, die Nematophore, die Nematothek . . 892
Das Gonozoid, die Gonophore, die Gonothek 892

Die Sprossachsen

Einleitung 892
Das Stolon 893
Die Kormidiumsprossachse oder die kormidiale Sprossachse 893

Die Kormidien

Das (gewöhnliche, sterile) Kormidium 894
Das Gonokormidium 896

Die Kormenbildung 897

Die Kormenbildung entlang kormidialen Sprossachsen — Die kormidialen Fraktionen der Kormogenese

Einleitung 900

Das Primärmonopodium 900

Aus Primärmonopodien zusammengesetzte Kormuskomplexe

Einleitung 904
Die (echte) Dichotomie von Primärmonopodien — die Isodichotomie 905
Die versale Proliferation an Primärmonopodien 905
Die laterale Proliferation an Primärmonopodien 906
Die frontale Proliferation an Primärmonopodien 907

Die aus umgebauten oder aus Teilen von umgebauten Primärmonopodien gebildeten Sprossachsen — die Rhachis, die Pseudorhachis

Einleitung 908
Die Pseudorhachisbildung in versal verzweigten Kormuskomplexen 909
Die Rhachisbildung und die Integrationsstufen lateral verzweigter Komplexe 912
Die Rhachisbildung und die Integrationsstufen frontal verzweigter Komplexe 915

Diplorhachis und Polyrhachis

Einleitung 916
Die Diplorhachis — die Kryptodichtomie der Rhachis 916
Die Polyrhachis — die intrapodiale Ramifikation — die Kladienwirtelbildung 918

Die monosiphonen Kormoide

Einleitung 920
Der kormogenetische Komplexitätsgradient der monosiphonen Kormoide 920
Die genetische Festgelegtheit der Tektonik monosiphoner Kormoide 921
Versuch zur Darstellung einer phylogenetischen Ableitbarkeit der Tektonik monosiphoner Kormoide . . . 927

Die Subkomplexe

Einleitung 928
Die Parakladien 928
Die Pararami — die Pararhachis. 929
Die Metakladien 929

Die accessorischen Sexualorgane der Statopleinae

Einleitung 932
Die Ausbildungsformen der accessorischen Sexualorgane und Versuch zur Darstellung ihrer phylogenetischen Ableitbarkeit 932
Der morphologische Manifestationswert der accessorischen Sexualorgane 942
Über die Funktion der accessorischen Sexualorgane . . 944

DIE KORMENBILDUNG ENTLANG STOLONALEN SPROSSACHSEN — DIE STOLONALEN FRAKTIONEN DER KORMOGENESE

Einleitung 945

Primärstolone 946

Echte stolonale Sprossachsen 946

Die Stolonsysteme 947

Die Integration der Stolonsysteme 949

Die stolonalen Spezialorgane

Stolonale Spezialorgane mit multiplikativer Funktion-Apicalstolone 951
Stolonale Spezialorgane ohne multiplikative Funktion 953

DIE POLYSIPHONEN KORMUSKOMPLEXE — DIE VERTIKALEN STOLONSYSTEME

Einleitung 954

Die Möglichkeiten zur Bildung von polysiphonen Sprossachsen

Rein stolonale polysiphone Sprossachsen 955
Rein kormidiale polysiphone Sprossachsen. 955
Kormidial-stolonal kombinierte polysiphone Sprossachsen 956

Die Verzweigungen (Ramifikationen) polysiphoner Sprossachsen

Die unechte Ramifikation rein stolonaler polysiphoner Sprossachsen — die Pseudoramifikation 956
Die stolonogene Ramifikation polysiphoner Sprossachsen 956
Die kormidiale Ramifikation polysiphoner Sprossachsen 957
Die stolonal-dichotome Ramifikation polysiphoner Sprossachsen 958

Die integrativen Leistungen in polysiphonen Kormoiden

Das Anlegen von Ramifikationsmustern 958
Die Ausbildung von Umrissmustern des Kormoids . . 959

Die Ausbildung von Verteilungsmustern der Sexualorgane 959
Die Verschmelzung von primär getrennten Strukturen. . 960

Kormogenetische Gesetzmässigkeiten und Regeln für die Plumulariiden

Einleitung 961

Die primäre Kormenbildung 962

Autonomieverlagerung und Fraktionierung in der Kormogenese 963

Wachstum und Alter der Kormen 971

Die Veränderlichkeit in der Kormogenese und die Relation zwischen ontogenetischen und phylogenetischen Veränderungen

Einleitung 974
Arten der Veränderlichkeit: Quantitative Veränderungen, Änderungen der relativen Lage, qualitative Veränderungen 975
Die Veränderungen in der Kormoontogenese 979
Die Veränderungen in der Kormophylogenese 980
Die Relation zwischen ontogenetischen und phylogenetischen Veränderungen 981

Homologie und Analogie 983

Zur vergleichenden Tektonik von Kormen und ihrer allgemeinen biologischen Bedeutung 989

Zusammenfassung 993

Résumé francais 994

English Summary 996

Erklärungen zu den Textabbildungen. 997

Vocabularium und Register 998

Bibliographie 1016

VORBEMERKUNGEN

Wer sich heute in die Gruppe der Plumulariiden einarbeiten will, stösst recht bald auf erhebliche Schwierigkeiten.

Die *Plumulariiden* sind ausser den *Siphonophoren* und vielleicht den *Bryozoen* die tektonisch wohl am kompliziertesten aufgebauten

kormalen Tiere. Die kormale Komplexität und Differenziertheit erreicht in dieser Tiergruppe mehrmals Stufen, wo kormale Komplexe (als Ganzes) zu autonomen Gebilden höherer Ordnung integriert sind.

Der Begriff Kormus steht in dieser Arbeit immer für „Kolonie", weil mit Kolonie auch Tierverbände bezeichnet werden, die auf sozialen Verhaltensweisen von Individuen beruhen. Kormus entspricht dem deutschen Wort „Tierstock".

Da die zoologische Morphologie und Systematik ihre Begriffe vor allem für Tiere schuf, die eine abgrenzbare sogenannte „Individualität" oder einen sogenannten „Personenwert" besitzen, sind die Kategorien und Wörter, die für Kormentiere gebraucht werden oft hilflos und inadaequat.

Eine weitere Schwierigkeit liegt darin, dass die älteren Systematiker — es gibt keine grösseren neuen Arbeiten über diese Gruppe — sich darauf beschränkten, ein Inventar der Arten aufzustellen. Auf die wirklichen tektonischen Verhältnisse, die Kormogenese usw. wurde nur am Rande eingegangen, die verfügbaren Abbildungen und Beschreibungen sind fast immer mangelhaft und reichen für eine Abklärung des kormalen Aufbaus und der Verwandschafts- und Homologieverhältnisse innerhalb der Familie nicht aus. Eine Arbeit, die diese Familie zum Gegenstand hat, wird heute weitgehend durch die Situation bestimmt, dass es gilt, Begriffe und Homologiebeziehungen zu klären, neue Wörter einzuführen, neue Anschauungen zu schaffen oder schon bestehende einer Revision zu unterziehen [1].

Den eigentlichen Anstoss für eine solche Klärung, wie sie hier versucht wird, gab meine Untersuchung über eine *Aglaophenia*-Art (*Agl. harpago*, mihi), als ich merkte, dass keine Begriffe zur Verfügung standen, und ich deshalb gezwungen war, vergleichend morphologisch zu arbeiten. Sie ist also gleichsam ein Nebenprodukt jener Arbeit, aber auch die Voraussetzung für deren Abschluss. Sie will nicht ein fertiges System der Plumulariidentektonik liefern; sie ist nur eine Skizze, dazu bestimmt, Probleme, die seit rund fünfzig Jahren kaum mehr zur Sprache gekommen

[1] Dabei werden in dieser Arbeit verwendete Wörter und Begriffe, die nicht ohne weiteres verständlich sind, bei ihrem ersten Vorkommen im Text erklärt oder im angefügten Vocabularium pp. 998 ff. kurz definiert.

sind, erneut zur Diskussion zu stellen. Sie wird daher mehr Fragen aufwerfen als Antworten geben.

Der Arbeit liegen vergleichend-tektonische Studien zugrunde, die ich an Material der Museen von Genf (Collection Bedot) und München (Collection Stechow) angestellt habe, viele Hinweise und Fakten habe ich durch eigene Sammeltätigkeit, Aufzuchten, Beobachtungen an lebendigem Material erhalten, diese Untersuchungen habe ich während längeren Aufenthalten in Neapel gemacht.

Da die Systematik der Familie der *Plumulariiden* im ganzen stark revisionsbedürftig ist, und vor allem die Genusnamen, wie sie bis heute gebraucht werden noch nicht als endgültig und verbindlich gelten können, sind viele der in dieser Arbeit vorkommenden Namen als provisorisch zu betrachten, weil eine Revision der Systematik in dieser Arbeit nicht versucht wird. Es wird deshalb bei jedem vorkommenden Beispiel entweder der Literaturnachweis oder der Nachweis der Sammlung und des Bestimmers geführt, um den angewendeten Namen zu begründen; es kann dabei vorkommen, dass ich Namen gegen meine eigene Überzeugung gebrauche.

Diese Arbeit wurde durch die unermüdliche ideelle und materielle Hilfe und Unterstützung durch meinen Lehrer Professor A. Portmann ermöglicht. Besonderen Dank bin ich auch Frau Dr. A. Voss-Brinckmann schuldig, welche mich in die Gruppe der Hydroiden eingeführt hat und mich zu einer ersten Problemstellung: “Die Morphogenese und Homologie der Corbula von Aglaophenia” angeregt hat. Zu weiterem Dank bin ich der zoologischen Station Neapel verpflichtet für die ausgezeichneten dortigen Arbeitsmöglichkeiten, den Museen Genf und München für die sehr entgegenkommende Art und Weise, wie mir die Benützung der Sammlungen gestattet und erleichtert wurde. Für Diskussionen und Anregungen danke ich (neben vielen anderen) Nicolas Cornaz, Dr. Pierre Tardent, Dr. Kurt Beth, Dr. Maxwell Braverman, Dr. Jean Bouillon und dem bei der Ausübung seines Berufes ertrunkenen Gerd Theimer. Christina Schäublin hat die Abbildungen und Tafeln dieser Arbeit ins Reine gezeichnet.

Vom St. Albanstift Basel und von der Basler Stiftung für biologische Forschung wurde ich finanziell unterstützt, wodurch meine Aufenthalte in Neapel, München und Genf möglich wurden.

DIE TEKTONISCHEN GRUNDELEMENTE

EINLEITUNG

Die im Folgenden aufgezählten tektonischen Grundeinheiten sind die Elemente, aus denen sich jede kormale Struktur oder jeder kormale Komplex bei *Plumulariiden* aufbaut. Alle bei dieser Gruppe *(Plumulariiden)* auftretenden Strukturen und Komplexe lassen sich ontogenetisch oder phylogenetisch auf diese Grundelemente zurückführen, sind also untereinander und mit diesen zu homologisieren. Eine Homologisierung der Grundeinheiten untereinander oder auseinander wird hier nur versucht und nicht ausführlich begründet. Auf die feinere Morphologie der Grundelemente wird in dieser Arbeit nicht eingegangen.

DIE ZOIDE

Einleitung

Der Begriff Zoid muss in Zukunft für die Begriffe Individuum und Person stehen, wie sie die älteren Autoren brauchten. Diese beiden Begriffe sind für alle Kormentiere von komplexer Integriertheit, bei Formen also, bei denen im Laufe der Evolution die Autonomie [1] von niederen kormalen Einheiten [1] an höhere übergegangen ist, völlig unhaltbar und für kormale Organismen überhaupt abzulehnen.

Das Gastrozoid — Der Hydranth — Die Hydrothek

Der Hydranth ist die (phylogenetisch gesehen) wahrscheinlich ursprünglichste Struktur der Hydroiden und unschwer mit sämtlichen Polypen aller Cnidaria in Homologie zu bringen. Der Teil des Exoskeletts (Periderms), der den Hydranthen aufnimmt, heisst Hydrothek; der Ausdruck Hydrothek wird in dieser Arbeit für das ganze Gebilde (Hydranth + Hydrothek) verwendet werden, da bei einer solchen vergleichend-tektonischen

[1] Die Begriffe Autonomie und kormale Einheit werden auf den Seiten 897-99 und 962-66 eingeführt.

Arbeit die Betrachtung des Hydranthen selbst nicht notwendig ist und im Museumsmaterial ohnehin oft nur das Periderm erhalten ist. Als Symbol in Schemaskizzen wird im Folgenden für die Hydrothek ▽ verwendet, als Abkürzung im Text und in Bildlegenden Hth.

Das Machozoid — Die Nematophore — Die Nematothek

Auf drei Arten wurde eine Homologisierung der Nematophoren versucht: nach einer ersten Auffassung (Weissmann, Kühn u.a.) sind die Nematophoren umgebildeten Hth. homolog zu setzen. Nach einer zweiten Auffassung (siehe dazu Nutting 1900, p. 29) sind sie die phylogenetischen Vorläufer der Hth.

Nach einer dritten Auffassung (Jickeli, Driesch) sind sie lediglich Tentakeln der Hth. homolog.

Die erste Auffassung gilt als die wahrscheinlichste. Unsere Arbeit hier will aber nicht Stellung nehmen zu dieser Frage, besonders auch deshalb nicht, weil nicht einmal die Homologie der verschiedenen Nematophoren untereinander gewiss ist.

Auch für die Nematophoren wird in dieser Arbeit meist der Ausdruck Nematotheken (das sind die Exoskelette der Nematophoren) als Textabkürzung: Nth. stehen [1].

Das Gonozoid — Die Gonophore — Die Gonothek

Die Homologie und Gestalt der Gonophore, ihre onto- und phylogenetische Entstehung und ihre morphologische Wertigkeit wird in dieser Arbeit völlig ausser acht gelassen. Hier interessiert nur ihre Lagebeziehung zu den anderen Teilen des Kormus, also ihre Verteilung im Kormus. Auch hier wird als „pars pro toto — Begriff“ das Wort Gonothek (Textabkürzung Gth.) verwendet.

DIE SPROSSACHSEN

Einleitung

Unter Sprossachsen seien abstrakt Linien verstanden, denen entlang sich die Kormenbildungspotenzen auswirken, oder konkret

[1] Alle in dieser Arbeit verwendeten Abkürzungen sowie die Bedeutung der Symbole in den Schemaskizzen sind auf den Seiten 997/8 vor dem Vocabularium zusammengestellt.

Strukturen, welche serial weitere Strukturen hervorbringen. Einer Sprossachse entlang folgen sich entweder Zoide (resp. Kormidien, p. 894) oder andere von der ersten abzweigende Sprossachsen. Solitäre Cnidaria besitzen also keine Sprossachsen, wie sie hier verstanden sein wollen.

Wir nehmen die Elementarsprossachsen als für die Plumulariidentektonik gegebene Grundelemente; dabei sind wir uns aber bewusst, dass sie vielleicht aus Elementen niederer Ordnung oder aus Teilen von Elementen niederer Ordnung zusammengesetzt sein können.

Das Stolon

Das Stolon ist primär ein asexuelles Propagationsorgan des Hydranthen und auf kein anderes Element rückführbar. Es ist die Sprossachse, der entlang sich ursprünglich (auf einer praeplumulariiden Stufe) die Proliferation autonomer, auf einem Substrat fixierter Hydranthen (Autozoide) abspielte.

Die Kormidiumsprossachse oder die kormidiale Sprossachse

Als Kormidiumsprossachse wird die vom Stolon primär abgehende Sprossachse bezeichnet, entlang welcher sich die bereits

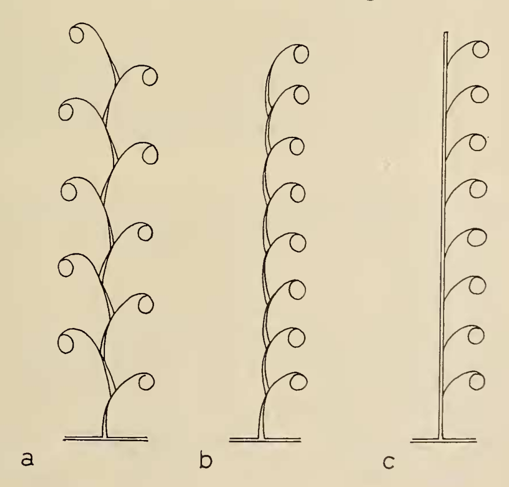


Abb. 1.

Möglicher Aufbau von kormidialen Sprossachsen. *a)* Fächelsympodium, *b)* Sichelsympodium, *c)* Monopodium.

spezialisierten Zoide in einer bestimmten Gruppierung anordnen respektive prolifereren. Sie ist bestimmt eine abgeleitete, vielleicht sogar eine zusammengesetzte Einheit. Zur Erklärung ihrer Entstehung sind folgende Hypothesen möglich:

1. Sie ist eine (aniso-dichotome) Abzweigung des Stolons, also ein Sekundärstolon und deshalb ein echtes Monopodium.

2. Sie ist aus den Basalteilen der Kaulome (Stiele) der sympodial auseinander proliferierenden Einzelzoide zusammengesetzt und deshalb ein aus einem Sichelsympodium abgeleitetes Pseudomonopodium.

DIE KORMIDIEN

Das gewöhnliche, sterile Kormidium

Wir haben eben die Kormidiumsprossachse definiert, ohne das Kormidium selbst genannt zu haben. Das sei hier nachgeholt.

Das Kormidium umfasst immer eine Hth., um welche sich in art- und alterstypischer [1] Weise null bis dreizehn Nth. entlang der Kormidiumssprossachse gruppieren. Die Zoide eines Kormidiums (Hth. und Nth.) sitzen alle auf einer Seite der Kormidiumssprossachse. Wir nennen diese Seite die frontale, die Gegenseite die versale und die beiden übrigen Seiten die lateralen. Autonome Kormidien sind bis jetzt nur als Kormoontogenesestadien bekannt (vgl. p. 946 und 979), die Kormidien aller bekannten ausgewachsenen Plumulariidenformen sind hingegen blosse Organe oder Teile von Organen.

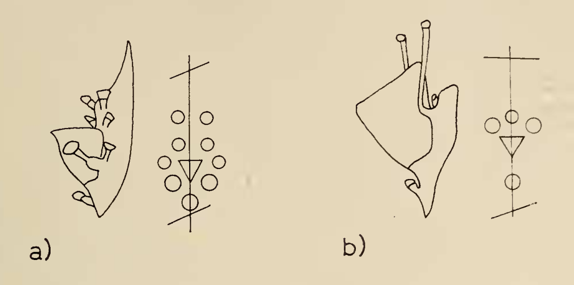
Hydrotheken sind immer in Kormidien integriert. Nth. stehen oft allein auf Stolonen oder auf Zwischensegmenten von Kormidialsprossachsen (p. 904).

Gth. sind meistens in Kormidien integriert; bei der Subfamilie *Kirchenpaueriinae*, Stechow, kommen sie direkt an Stolonen oder an kormidialen Sprossachsen unregelmässig verteilt, also nicht integriert vor (vgl. dazu p. 896).

Das Kormidium ist höchst wahrscheinlich schon ein Integrat, eine zusammengesetzte und in sich differenzierte Einheit und keine

[1] Einführung der in Kormen geltenden Alterskategorien siehe p. 972/3. Hier ist das topologische Alter gemeint.

Grundeinheit; dass wir es trotzdem als eine Grundeinheit der Plumulariidentektonik benützen, fordert eine Erklärung:



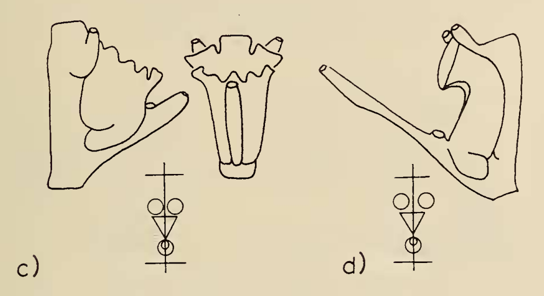


ABB. 2.

Kormidien. *Eleutheropleinae:* a) *Antennella sibogae* Billard, b) *Antennella secundaria* Gmelin.
Statopleinae: c) *Thecocarpus laxus* (Allman), d) *Halicornaria gracilicaulis* Jäderholm; (alle nach BILLARD 1913).

1. Die Kontroverse über den Homologiewert der Nth. ist nicht entschieden, sodass man theoretisch das Kormidium einem komplexen Hydranthen homolog setzen könnte (der also aus sich heraus Organe, nämlich die Nth. entwickelt hätte).

2. Auch wenn wir diese Ansicht ablehnen und das Kormidium als zusammengesetzte Einheit, als Integrat, auffassen, können wir über seine Entstehung (sowohl onto- wie phylogenetisch) nur hypothetisch aussagen und es sowohl als ein echtes Monopodium wie als ein Pseudomonopodium auffassen (siehe weiter oben, p. 894).

3. Ist das Kormidium für die Plumulariiden obligatorisch.

Das Gonokormidium

Bei vielen *Plumulariiden* ist das Gebilde, das man gemeinhin als Gonothek bezeichnet, gar keine Gonothek, sondern ein umgebautes Kormidium, bei welchem die Hydrothek durch eine Gonothek entweder ersetzt oder verdrängt ist und die Anzahl Nematotheken reduziert sein kann (vgl. Abb. 23, 24, 25.)

Solche Gonokormidien werden bei den *Eleutheropleinae (Plumularinae)* auf die normalen (sterilen) Kormidien in den Weisen aufgestockt, dass sie entweder frontal unterhalb der Hydrothek (also unpaarig) proliferieren oder lateral — unterhalb oder auf gleicher Höhe der Hydrothek eines Kormidiums (also paarig) — abzweigen. Bei manchen *Statopleinae* (Aglaopheninae) ersetzen sie gewöhnliche Kormidien (siehe Abb. 23, 24, 25) (vgl. Abb. 3*d*, 5).

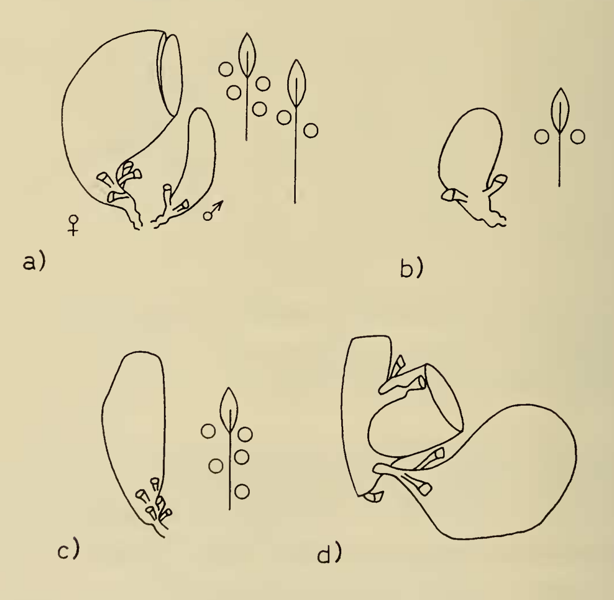


Abb. 3.

Gonokormidien. a) *Plumularia plagiocampa* Pictet, b) *Plumularia diaphragmata* Billard, c) *Antennella sibogae* Billard, d) *Monostaechas fisheri* Nutting, lateral auf steriles Kormidium aufgestockt; (alle nach Billard 1913).

Ich habe mangels genügenden Materials den im Zusammenhang mit den Gonokormidien stehenden Fragen nicht im erwünschten Mass nachgehen können. So ist über die Homologie innerhalb der Gonokormidien

und über die Homologiebeziehungen zwischen sterilen Kormidien und Gonokormidien nichts bekannt. Auch über das Auftreten von Gonokormidien im System weiss man wenig. Solche und andere Probleme um die Gonokormidien müssen durch weitere vergleichend morphologische Untersuchungen gelöst werden.

Ich schlage vor, ganz allgemein in der Kormenterminologie den Begriff Kormidium für mehr oder weniger integrierte kormale Einheiten zweiter Ordnung zu reservieren. Beklemisev braucht den Begriff für alle komplexen, morphologisch integrierten kormalen Einheiten, also auch für die Corbulae (p. 993) und andere Komplexeinheiten höherer Ordnung.

DIE KORMENBILDUNG

Dieses Zwischenkapitel ist für das Verständnis aller folgenden Kapitel Voraussetzung; es nimmt vieles, was in den Schlussbetrachtungen ausführlicher behandelt und klarer formuliert wird, vorweg (siehe p. 961 ff.).

Aus der vegetativen Propagation oder der Knospung von (ursprünglich) autonomen Grundelementen (Grundeinheiten) kommt es zur Bildung von festen Verbänden, die man als Kormen bezeichent hat. (Das Wort „Kolonie" ist auch innerhalb der Kormen-Terminologie nie exakt gefasst worden; es wird — wie schon hervorgehoben — in dieser Arbeit vermieden).

Aus nicht integrierten primären Kormen, also homomorphen Komplexen von autonomen, unter sich gleichen Einzelelementen, (Autozoiden) zum Beispiel Hydranthen, entwickeln sich im Laufe der Phylogenese durch Differenzierungsvorgänge (Spezialisation, Delegation, Polymorphismus) und gleichzeitige Integrationsprozesse (physiologische Koordination) neue, höhere Autonomata.

Solche Phänomene können während der Phylogenese (oder Ontogenese) mehrmals auftreten und bedeuten für vorher autonome Strukturen eine Umwertung zu Organen in einen neuen Autonomon höherer Ordnung.

Man erkennt ein Autonomon an der ihm eigenen (genetisch festgelegten) Gestalt und Komplexität. (Mit Komplexität ist auch

seine Integrationshöhe, also zum Beispiel das Ausmass von Spezialisierungen und Koordinierungen und somit der Delegierung von Funktionen an darauf spezialisierte Kormusteile (Organe) gemeint.)

Die Integrationshöhe oder der Autonomiegrad einer Struktur oder eines Komplexes manifestieren sich also direkt gestaltlich, wodurch die Art und Weise der Ausgestaltung einer kormalen Struktur oder eines kormalen Komplexes oder die topographische Anordnung und Verteilung mehrerer in Verbindung miteinander stehender Strukturen oder Komplexe einen morphologischen Darstellungs- oder Manifestationswert erhalten.

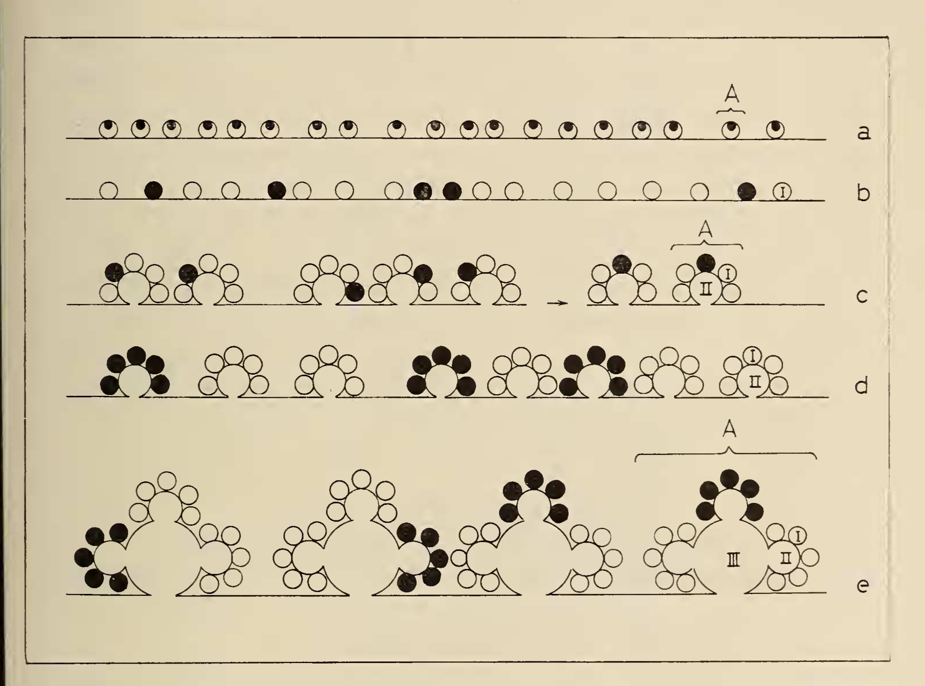
Dieser morphologische Darstellungs- oder Manifestationswert ist vorläufig das einzige Kriterium, das uns zur Beurteilung der (physiologischen) Integrationshöhe oder des Autarkie- und Autonomiegrades eines kormalen Komplexes zur Verfügung steht.

Autonomieverlagerungen sind als phylogenetische und als ontogenetische Vorgänge graduell, indem die niederen kormalen Einheiten ihre Autonomie nur schrittweise an die höheren abgeben, und es ist weitgehend eine Ermessensfrage, zu beurteilen, ob ein Kormuskomplex eine Integrationshöhe erreicht hat, die es rechtfertigt, ihn schon als Autonomon zu bezeichnen oder noch als unintegrierten Komplex aus niederen autonomen, kormalen Einheiten (Elemente oder Komplexe). Der Autonomiebegriff ist also ein „gleitender“ und sei deshalb als solcher postuliert.

Das Phänomen der Autonomieverlagerung führt uns zu weiteren Definitionsproblemen: Die asexuelle Vermehrung homomorpher und isopotenter kormaler Einheiten, die in Verbindung miteinander bleiben (solche Vorgänge seien kormale Multiplication genannt (siehe auch p. 962) ist die Voraussetzung jeder Kormenbildung; die Verlagerung der Autonomie an grössere Komplexe bedeutet deshalb auch eine Verschiebung jenes Begriffes.

Ein asexueller Vermehrungsvorgang, der auf einer niederen kormalen Integrationsstufe als Propagation (Fortpflanzung) autonomer Einheiten niederer Ordnung gewertet werden muss, wird auf einer höheren Integrationsstufe nur als Wachstum innerhalb einer komplexen Einheit höherer Ordnung bezeichnet werden müssen. Und dabei ist es unbestreitbar, dass diese beiden vegetativen Vermehrungsvorgänge sich direkt voreinander ableiten lassen.

Es folgt daraus, dass bei kormalen Organismen auch die Begriffe Fortpflanzung und Wachstum nur gleitende Begriffe sein können und es oft eine Ermessensfrage ist, ob die vegetative Vermehrung von kormalen Elementen oder Komplexen als Fortpflanzung oder als Wachstum gewertet wird.



Taf. I.

Allgemeines Schema zur Autonomieverlagerung und Fraktionierung in Kormen.

Verwendete Symbole: A Autonomon, I. kormale Einheit 1. Ordnung. II. kormale Einheit 2. Ordnung. III. kormale Einheit 3. Ordnung.

Schwarz symbolisiert die delegiert werdende Funktion

a) Unintegrierter Kormus 1. Ordnung aus autonomen (homomorphen, isopotenten) kormalen Grundeinheiten.

b) Spezialisierung und Delegierung im Kormus 1. Ordnung (primärer Polymorphismus)

c) Unintegrierter Kormus 2. Ordnung. Bildung autonomer kormaler Einheiten 2. Ordnung durch 1. Fraktionierung der Kormogenese. Nach Pfeil: Ausbildung eines typisierten Musters (resp. Symmetrie) im Autonomon 2. Ordnung.

d) Spezialisierung und Delegierung im Kormus 2. Ordnung. (Secundärer Polymorphismus)

e) Unintegrierter Kormus 3. Ordnung die kormalen Einheiten 2. Ordnung sind zu kormalen Einheiten 3. Ordnung zusammengefasst. (2. Fraktionierung der Kormogenese), welche Träger der Autonomie sind.

Die *Plumulariiden* sind alle polymorph, das heisst ihre Architektur baut sich aus schon komplexen und differenzierten Kormuseinheiten, den Kormidien, zusammen. Primäre Autonomieverlagerungen sind also schon auf einer prae-plumulariiden Evolutionsstufe (wahrscheinlich bei *Haleciiden* nahestehenden Formen) realisiert worden (falls man nicht die Nth. als von Tentakeln abstammend interpretiert). Daraus ergeben sich Schwierigkeiten in der Homologisierung der untersten tektonischen Einheiten (Zoide, Elementarsprossachsen, Kormidien), welche zu langen, fruchtlosen Diskussionen der älteren Autoren geführt haben. Unsere Arbeit nimmt jene Streitigkeiten nicht wieder auf; das Problem wird ausgeklammert und eine Homologisierung der untersten morphologischen Einheiten wird nur versuchsweise angestrebt.

Bei den *Plumulariiden* wird die Potenz zur Kormenbildung fraktioniert; ursprünglich (auf prae-plumulariiden Evolutionsstufen) gab es wohl nur eine horizontal-stolonale Kormogenese, später haben sich davon die kormidialen und stolonal-vertikalen Kormenbildungspotenzen abgespalten (vgl. p. 963 ff.).

DIE KORMENBILDUNG ENTLANG KORMIDIALEN SPROSSACHSEN DIE KORMIDIALEN FRAKTIONEN DER KORMOGENESE

EINLEITUNG

Als kormidiale seien im Folgenden alle jene Kormenbildungen verstanden, die im Sinne der zuvor postulierten Kormidiumssprossachse geschehen. Auch wenn kormidiale Sprossachsen ohne Intervention von Stolonen weitere kormidiale Sprossachsen hervorbringen, nennen wir solche Vorgänge kormidiale Kormenbildung. In diesem Teil werden die kormidialen Potenzen isoliert betrachtet, ohne die gleichzeitig zur Wirkung kommenden stolonalen Kormenbildungspotenzen zu berücksichtigen, welche in einem späteren Teil der Arbeit behandelt werden (siehe pp. 945 ff.).

DAS PRIMÄRMONOPODIUM

Wenn eine Kormidiumssprossachse über das Kormidium hinaus verlängert wird und nacheinander weitere Kormidien

hervorbringt, entsteht ein Gebilde, das im Folgenden Primärmonopodium genannt wird.

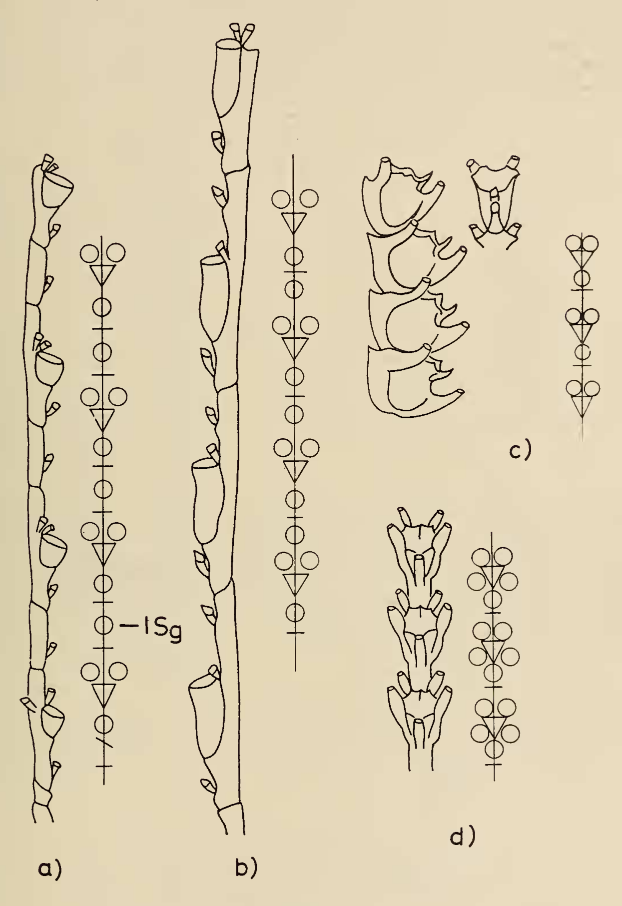


Abb. 4.

Primärmonopodien *Eleutheropleinae:* a) *Plumularia crater* Billard, b) *Plumularia insignis* Allman var. *conjuncta* Billard; (beide nach Billard 1913). *Statopleinae:* c) *Halicornaria segmentata* Warren; (nach Warren 1908), d) *Pentandra parvula* v. Lendenfeldt; (nach v. Lendenf. 1884).

Ob dieser Komplex ein echtes Monopodium ist oder ein aus einem ursprünglichen Sichel-Sympodium entstandenes Pseudomonopodium (siehe oben), kann man noch nicht entscheiden. Diese Frage ist für die folgenden Betrachtungen auch nicht wichtig.

Ein Primärmonopodium besteht also aus hintereinander (monopodial) angeordneten Kormidien, es weist stets einen vorauswachsenden terminalen (distalen) Vegetationspunkt auf, der einseitig die Zoide, resp. Kormidien hervorbringt. Die Seite des Primärmonopodiums, die die Zoide trägt, nennen wir Frontalseite.

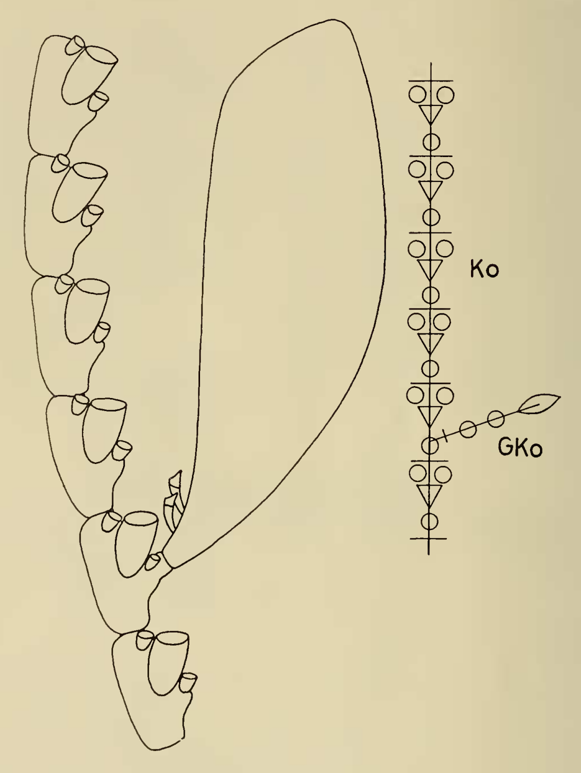


Abb. 5.

Primärmonopodium mit Gonokormidium. *Nuditheca dalli* (Clark); (Coll. München, det. Stechow).

Alle Plumulariiden (die daraufhin zu untersuchen mir gelang) weisen im Laufe der Kormoontogenese ein (vorübergehend autarkes) primämonopodiales Stadium auf. Es sind bis jetzt keine *Plumulariiden* bekannt, welche ein primäres Fächelsympodium bilden. Daraus folgt, dass alle höheren kormidialen Komplexe und Strukturen der *Plumulariiden* aus Primärmonopodien gebildet resp.

aus Teilen von solchen zusammengesetzt sein müssen oder aus stark umgebildeten Primärmonopodien resp. aus Teilen von solchen entstanden sind.

Die Kormidien eines Primärmonopodiums sind durch Septen (Einschnürungen im Periderm) voneinander abgehoben. Diese Septen beziehen auch die Sprossachse ein, sodass das ganze Primärmonopodium segmentiert ist. (Stolonale Sprossachsen sind von kormidialen sofort durch ihre Unsegmentiertheit zu unterscheiden.) Die Septen hiessen in der alten Nomenklatur Nodien, die zwischen ihnen befindlichen Kormidien- und Sprossachsenabschnitte Internodien; diese beiden aus der Botanik stammenden Begriffe werden hier eliminiert (nachdem sie ohnehin kaum mehr gebraucht wurden.) Ein primäres Monopodium besteht also aus durch Septen voneinander abgrenzbaren Segmenten. So wird auch der sonst unvermeidliche Begriff Interinternodium umgangen (Intersegment, Zwischensegment p. 904).

Gattungen, bei welchen direkt aus dem Stolon entspringende Primärmonopodien, die nicht weiter verzweigt sind, den kormoontogenetischen Endzustand darstellen, wo also die Ausbildung von Primärmonopodien die maximale Leistung in der kormidialen Fraktion der Kormogenese bedeutet, sind *Antenella*, Allman; *Corhiza*, Millard, und *Antennellopsis*, Jäderholm.

Es müssen hier beim Primärmonopodium auftretende neue Strukturen eingeführt werden, deren Homologisierung nicht ohne weiters gelingt:

1. Der Basisteil des Primärmonopodiums, also der dem Stolon direkt aufsitzende Proximalabschnitt ist oft unsegmentiert und sieht wie ein Stolon aus. Diese Tatsache stützt die weiter oben ausgesprochene Hypothese, dass die Kormidiumssprossachse einem Seitenstolon homolog sei (vgl. p. 894).

2. Bevor die kormidientragenden Segmente beginnen, treten Vorsegmente (Prosegmente) mit einer variabeln Zahl von Zoiden auf. Diese Zoide sind wahrscheinlich Nth. oder aber reduzierte Hth., oder vielleicht sogar reduzierte oder verschmolzene ganze Kormidien.

3. Es treten Vorsegmente ohne Zoide auf.

4. Sehr oft treten eines oder mehrere, durch auffällige, schräge Septen begrenzte, mit Nth. besetzte, morphologisch streng festgelegte Vorsegmente (oft ohne Hth.) auf.

5. Zwischen den kormidientragenden Segmenten befinden sich oft solche, welche nur Nth. aufweisen oder überhaupt keine Zoide tragen. Solche Segmente nennen wir Zwischensegmente (Intersegmente).
Alle diese Strukturen und ihre Lage zueinander oder zu den normalen Segmenten sind mehr oder weniger art- und alterstypisch. *

6. Die Kormidiumssprossachse setzt sich distal (terminal) als Stolon fort, wenn das Primärmonopodium eine bestimmte (arttypisch festgelegte) Grösse, resp. ein entsprechendes Alter * erreicht hat oder nach Amputationen. (Solche Strukturen werden im Kapitel über stolonale Kormenbildungspotenzen (siehe p. 951) ausführlicher besprochen werden.) Wir nennen solche Gebilde Apicalstolone. Auch die Existenz von Apicalstolonen stützt die Auffassung der Kormidialsprossachse als Sekundärstolon (vgl. p. 894).

Die unter 1—6 beschriebenen Strukturen kommen (in entsprechend abgeänderter Form) auch bei von Primärmonopodien abgeleiteten Sprossachsen (Rhachien, Diplo-, Polyrhachien) vor.

AUS PRIMÄRMONOPODIEN ZUSAMMENGESETZTE KORMUSKOMPLEXE

Einleitung

Werden Primärmonopodien zu Trägern weiterer Primärmonopodien, so entstehen tektonische Gebilde höherer Ordnung.

Das erste (vom Stolon oder Substrat abgehende) Primärmonopodium nennen wir den primärmonopodialen Kaulus, die darauf aufgestockten primärmonopodiale Rami.

Die Proliferation homomorpher Primärmonopodien längs dem Stolon wird in diesem Kapitel nicht behandelt, sondern unter den

* Alterskategorien in Kormen s. pp. 972/3 ff..

stolonalen Kormenbildungspotenzen, sodass hier nur Verzweigungsmodi an Kormidiumsprossachsen zur Sprache kommen.

Im Laufe der Evolution wurden von Primärmonopodien folgende Möglichkeiten des Hervorbringens weiterer Primärmonopodien realisiert:

Die (echte) Dichotomie von Primärmonopodien
Die Isodichotomie

Von Isodichotomie reden wir, wenn die Monopodialsprossachse sich in zwei morphologisch gleichwertige, weitere Monopodien gabelt; dieser Vorgang kann sich wiederholen.

Isodichotomie von Primärmonopodien kommt beim Genus *Oswaldella*, Stechow, vor.

Die versale Proliferation an Primärmonopodien

Wenn von der Versalseite eines Primärmonopodiumsegmentes ein weiteres Primämonopodium abgeht, nennen wir den Vorgang versale Proliferation am Primärmonopodium oder kurz Versal-Sprossung oder -Verzweigung (versale Ramification).

Ein Primärmonopodium kann also soviele weitere versalgesprosste primäre Monopodien tragen wie es Segmente hat.

Es ist mir bis jetzt eine Art aus der Literatur bekannt (Billard 1913), die sich manchmal diesem Schema gemäss verhält (*Antennularia secundaria* Gmelin).

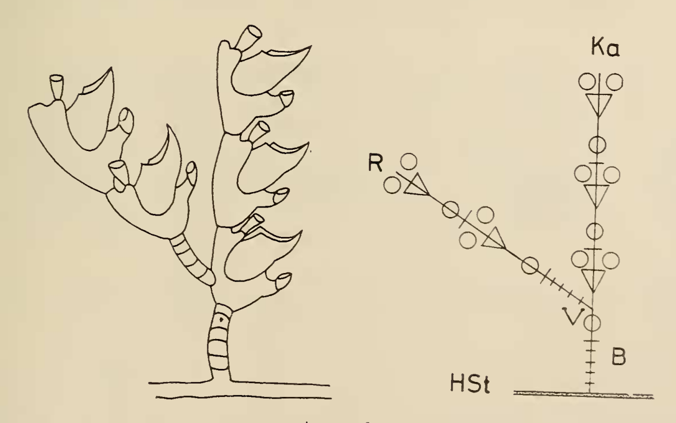


Abb. 6.
Versalproliferation. *Gattya humilis* Allman; (nach Allm. 1885)

Die Potenz zur versalen Proliferation kann innerhalb des Primärmonopodiums an das Prosegment (proximalste Segment) delegiert werden; den anderen Segmenten fehlt dann diese Potenz. Dieser Fall wird uns in einem Abschnitt des nächsten Kapitels beschäftigen (p. 909).

Die laterale Proliferation an Primärmonopodien

Eine andere Möglichkeit der Aufstockung weiterer Primärmonopodien auf ein bestehendes ist die laterale Proliferation (laterale Ramification). Hier sprossen seitlich zwischen den Zoiden eines Kormidiums neue Kormidiumsprossachsen. Jedes Kormidium kann also lateral zwei weitere kormidiale Sprossachsen hervorbringen.

Die Stelle der Sprossung ist nicht genau festgelegt und von Art zu Art verschieden: unterhalb der Hth., auf gleicher Höhe oder darüber.

Der Vorgang kann sich an bereits aufgestockten Primärmonopodien wiederholen. Eine Beschränkung der Potenz zur Lateralproliferation auf bestimmte Segmente kann vorkommen; dadurch wird vermieden, dass zuviele Primärmonopodien aufgestockt werden, die sich gegenseitig im Wege stünden.

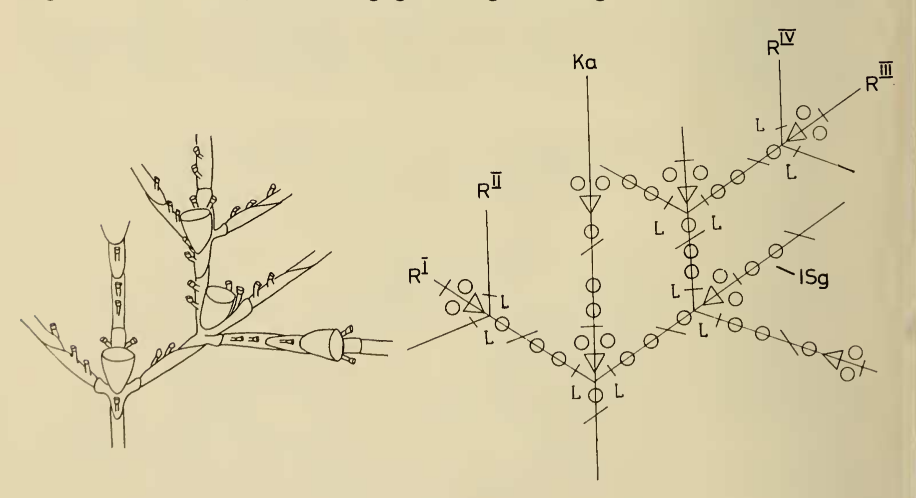


Abb. 7.

Lateralproliferation. *Thecocaulus catharina* (Johnston) (Coll. Müchnen), alle Sprossachsen haben Verzweigungspotenz (paarig).

Eine Art, welche die Lateralproliferation in ihrer ursprünglichen Art und Weise verwirklicht, wo also Primärmonopodien lateral gesprosste, paarig angeordnete weitere Primärmonopodien hervorbringen

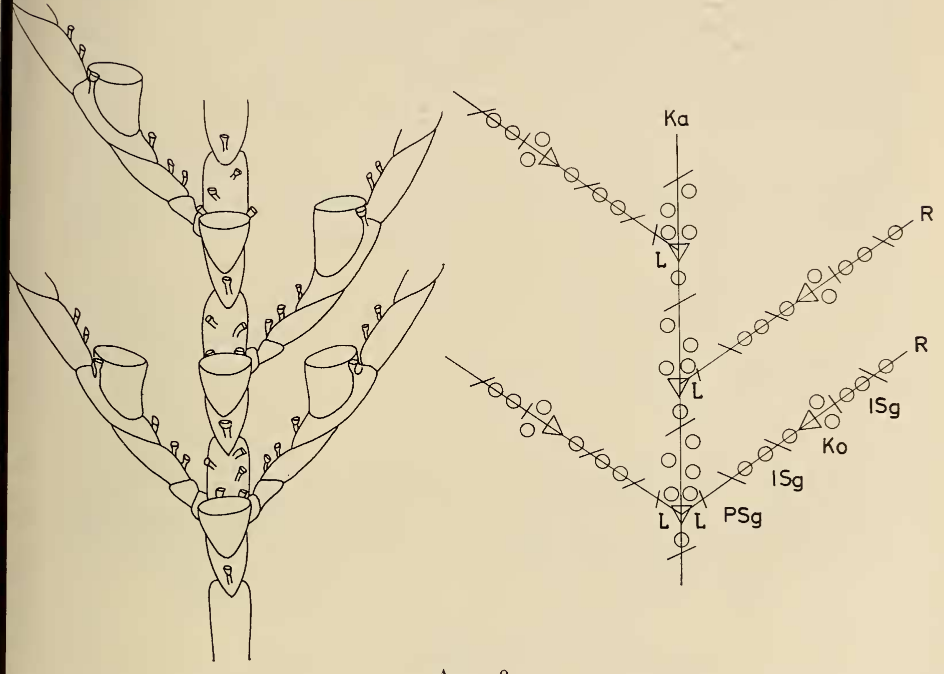


Abb. 8.

Lateralproliferation alteriert. *Thecocaulus diaphanus* (Heller) (Neapel det. v. Schenck), nur Kaulus hat Verzweigungspotenz (unpaarig).

und diese eventuell wiederum, ist *Thecocaulus catharina* (Johnston) (Coll. Genève, det. Bedot; Coll. München det. Stechow).

Bei *Thecocaulus valdiviae* Stechow, (Coll. München) und *Thecocaulus diaphanus* (Heller), (Coll. München, det. Stechow) sind die proximalsten der aufgestockten, lateral gesprossten Primärmonopodien paarig, die distalen alterniert.

Die frontale Proliferation an Primärmonopodien

Der Proliferationsort für die frontale Abzweigung ist festgelegt; es ist der Raum zwischen der (unpaaren) sogenannten mesialen Nth. und der Hth. eines Kormidiums. Mittels dieses Abzweigungsmodus werden die am meisten spezialisierten und

komplexesten Kormusstrukturen, die es bei *Plumulariiden* gibt, gebildet. Die Interpretation dieser Abzweigung ist sehr schwierig, sie tritt nämlich nur in schon abgeleiteten Formen an bereits hochintegrierten kormidialen Komplexen auf. In ihrer (theoretisch zu postulierenden) ursprünglichen Art und Weise ist sie bei keiner bekannten Plumulariidenart verwirklicht, d.h. es ist kein Primärmonopodium bekannt, dessen sämtliche Kormidien die Potenz zu dieser Proliferationsart bewahrt haben. Aus diesem Grund wird dieser Abzweigungstyp im nächsten Kapitel ausführlicher behandelt werden. Hier sei nur noch erwähnt, dass er phylogenetisch vielleicht vom lateralen Abzweigungstyp abgeleitet ist.

Verschiedene Proliferationstypen können bei ein und derselben Art miteinander verwirklicht sein, was recht mannigfaltige tektonische Kombinationen ermöglicht.

DIE AUS UMGEBAUTEN PRIMÄRMONOPODIEN ODER AUS TEILEN VON UMGEBAUTEN PRIMÄRMONOPODIEN GEBILDETEN SPROSSACHSEN DIE RHACHIEN, DIE PSEUDORHACHIEN

Einleitung

Wir haben im vorigen Kapitel kormale Komplexe kennen gelernt, die aus der Ramification von Primärmonopodien nach verschiedenen Proliferationstypen entstanden sind.

Mit fortschreitender Integrationshöhe geht die Autonomie mehr und mehr an dieses neue Verzweiungssystem als eine neue Einheit über. Eine solche Autonomieverlagerung manifestiert sich dadurch gestaltlich am markantesten, dass Hauptsprossachsen — als "Überorgane" des ganzen Komplexes — neu gebildet oder, wenn schon vorhanden, klarer ausgestaltet werden und dadurch, dass diese Hauptsprossachsen gleichzeitig zu Achsen von sich mehr und mehr vervollkommnenden Symmetrien werden, die den ganzen Komplex einbeziehen (integrieren).

Diese Hauptsprossachsen, die primär den anderen Sprossachsen (Primärmonopodien) homomorph waren, können dabei heteromorph (abgeleitet, sekundär) werden. Ein von einer morphologisch um-

gewandelten Hauptsprossachse (Rhachis p. 912, Pseudorhachis p. 912, Diplorhachis p. 918, Polyrhachis p. 918) abgehendes Primärmonopodium heisst Kladium.

Die aus umgebauten Primärmonopodien oder Teilen von umgebauten Primärmonopodien unmittelbar entstandenen Hauptsprossachsen (Rhachien p. 912, Pseudorhachien p. 912) werden in Schemaskizzen mit doppelter Linie und mit gefüllten Zoidsymbolen symbolisiert.

Die Möglichkeiten zur Bildung einer Hauptsprossachse sind für Kormalkomplexe von verschiedenem Verzweigungsmodus jeweils verschieden. Wir betrachten nun diese Möglichkeiten zur Bildung und Ausgestaltung von Hauptsprossachsen für jeden der oben dargestellten Abzweigungstypen in derselben Reihenfolge, in der diese eingeführt wurden.

Für die isodichotome Art der Verzweigung gibt es geometrisch keine Möglichkeit, eine Hauptachse auszubilden. Es gibt also für kormidiale Komplexe, welche aus sich isodichotom verzweigenden Primärmonopodien zusammengesetzt sind, keine Evolutionsmöglichkeit zur Bildung von Komplexen höherer Komplexitätsgrade, und sie sind bereits das Ende einer Evolutionsreihe.

Die Pseudorhachisbildung in versal verzweigten Komplexen

Es wurde schon gesagt, dass die Potenz zur versalen Proliferation an das Vorsegment eines Primärmonopodiums delegiert werden kann (d.h., dass alle andern Segmente diese Potenz verlieren), sodass ein Primärmonopodium jeweils nur ein weiteres Primärmonopodium an seiner Basis hervorbringt (siehe p. 906); dieses wird auf die selbe Weise zum Träger eines nächsten und so fort. Es entsteht so ein Sichelsympodium aus Primärmonopodien. Ein derartiges Gebilde ist, wie man sofort ersehen kann, assymmetrisch und in seinem Wachstum geometrisch eingeschränkt.

Eine Art, die sich so verhält, ist *Monostaechas fisheri* Nutting.

Es muss also zu integrativen Leistungen kommen, um diese Nachteile zu korrigieren. Die erste dieser Leistungen ist eine Streckung des Sichelsympodiums, d.h. die sich jeweils unterhalb einer Proliferationsstelle befindenden Basisstücke der Primär-

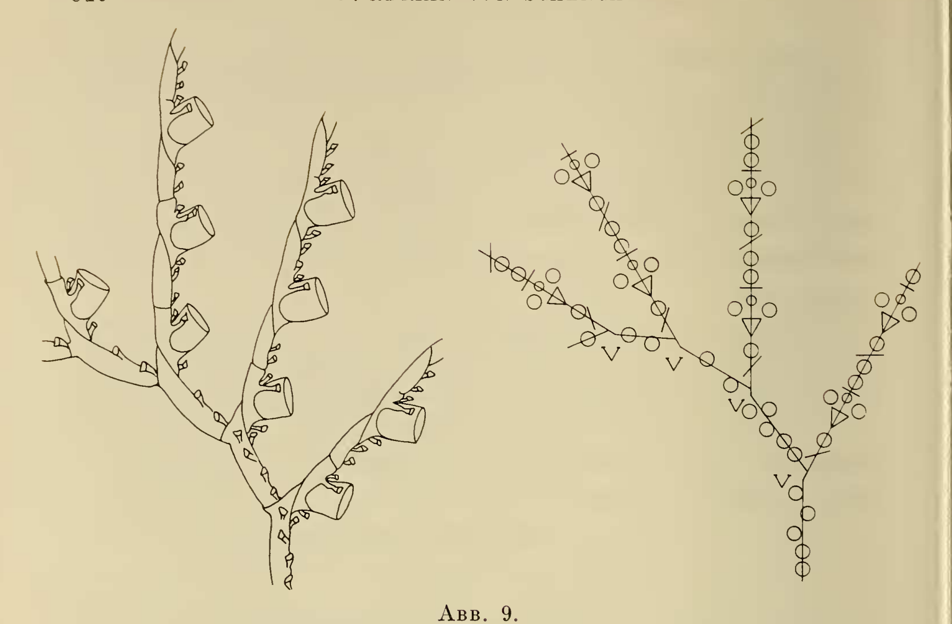


ABB. 9.

Monostaechas fisheri Nutting (nach BILLARD 1913). Potenz zur Versalverzweigung auf Prosegment beschränkt; es entsteht ein Sichelsympodium aus Primärmonopodien.

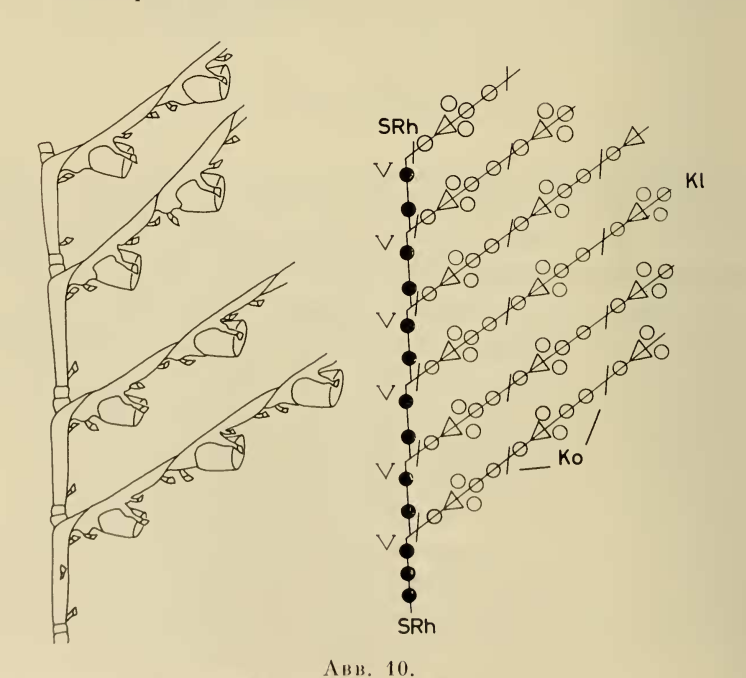


ABB. 10.

Monostaechas quadridens (McGrady) (Coll. München, det. STECHOW). Semirhachisbildung durch Streckung des versalgesprossten Sichelsympodiums.

monopodien orientieren sich in einer vertikalen Achse und bilden so eine neue Hauptsprossachse, während die distal von den Proliferationsstellen befindlichen Stücke der Primärmonopodien gleichzeitig gegen eine horizontale Lage gebogen werden. Die entstandene

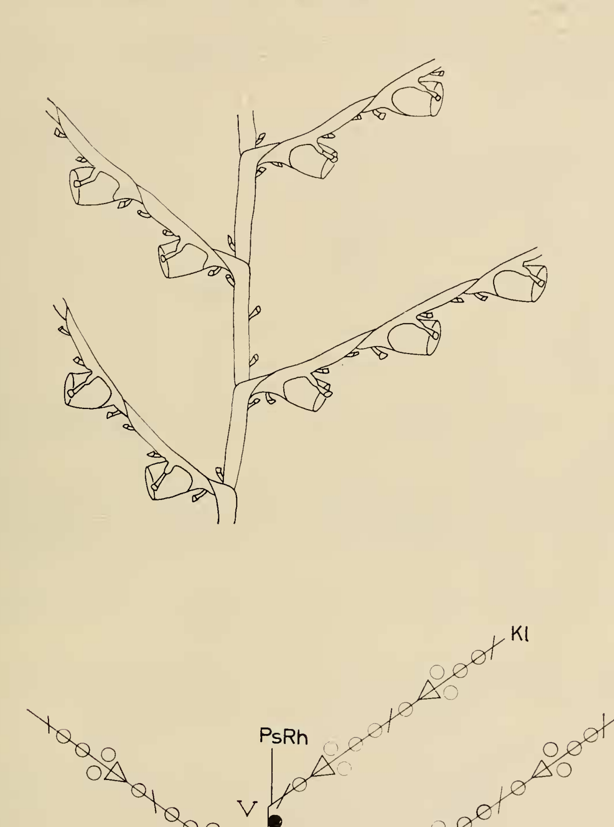


Abb. 11.
Pseudorhachis eines versal gesprossten Komplexes. *Monostaechas sibogae* Billard (nach Billard 1913).

Hauptsprossachse ist also aus den proximalsten Abschnitten der Primärmonopodien sympodial aufgebaut.

So verhalten sich z.B. die Rami (p. 920) von *Monostaechas dichotoma* Allman und von *Monostaechas quadridens* (McGrady).

Wir nennen eine solche sympodial gebildete Hauptsprossachse Pseudorhachis.

Jetzt ist das unbeschränkte Höhenwachstum des ganzen Komplexes geometrisch möglich, aber noch immer besitzt es keine bilaterale Symmetrieachse, seine Pseudorhachis ist nur eine Semirhachis. Dies hebt eine weitere Korrektur auf: Durch abwechslungsweise Drehung um 90° nach links und rechts der sich unmittelbar folgenden Pseudorhaschissegmente, also einer Umwandlung des Sichelsympodiums in ein Pseudo-Fächelsympodium, bildet die Pseudorhachis nunmehr die Achse einer bilateralen Symmetrie, welche den ganzen Komplex umfasst. Das so entstandene Gebilde besteht also aus einer segmentierten Hauptsprossachse, welche in regelmässiger Alternation nach links und rechts Primärmonopodien abgibt, die in einer Ebene liegen. Auch so kann also die Federform der Plumulariiden entstehen.

Auf diese Weise ist z.B. *Monostaechas sibogae* Billard gebaut.

Die Rhachisbildung und die Integrationsstufen lateral verzweigter Komplexe

Lateral verzweigte Komplexe haben von allem Anfang am eine Hauptachse, nämlich das vom Stolon oder Substrat ausgehende Primärmonopodium (der primärmonopodiale Kaulus). Diese vorerst den anderen Primärmonopodien des Komplexes homomorphe Struktur entwickelt sich zu einer Rhachis (sekundäres Monopodium), indem der axiale Anteil ungleich wichtiger wird als der zoidale. Die Sprossachse vergrössert ihren Durchmesser; es entsteht eine vergleichsweise mächtige Röhre mit relativ kleinem Zoiden besetzt. Eine weitere Änderung im Kormidium betrifft die Hth.; diese wird mehr und mehr reduziert, um bei hochintegrierten Formen nur noch als rudimentäre Struktur (als kleine Pore im Periderm oder sogenannte Pseudo-Nematothek) übrig zu bleiben, wir nennen sie dann Abortivhydrothek.

Als weitere Integrationsleistung tritt der Verlust von Septen hinzu, sodass höchstintegrierte Sekundärmonopodien anders oder nicht mehr segmentiert sind indem z.B. nur jedes dritte oder vierte Septum bestehen bleibt oder alle Septen wegfallen.

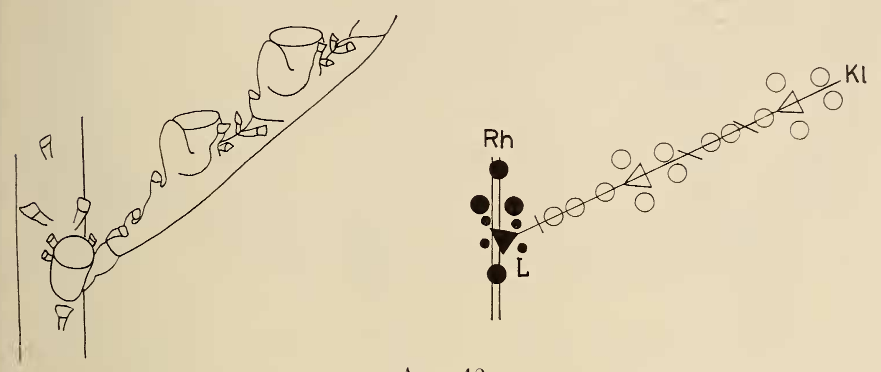


Abb. 12.
Plumularia diaphragmata Billard (nach Billard 1913).

Sehr schön ist der Ausfall von Septen z.B. bei *Plumularia stylifera* Allman (Coll. München, det. Stechow) zu sehen.

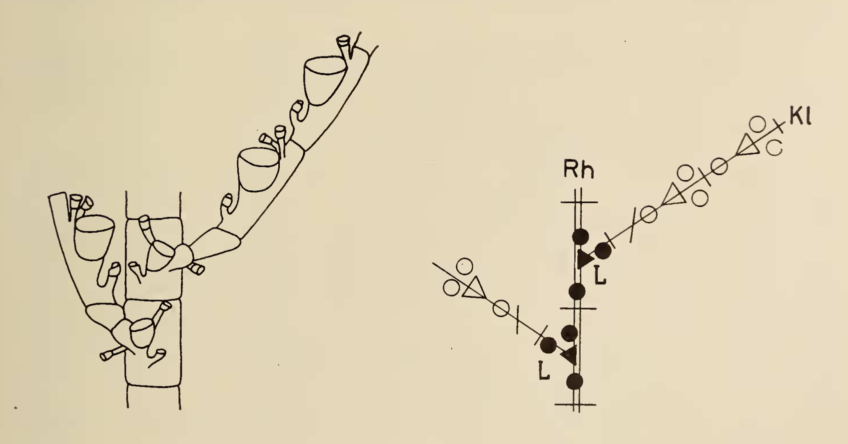


Abb. 13.
Heteroplon jaederholmi Stechow (Coll. München).

Parallel zur Bildung der Rhachis bildet sich ein Alternation der von der Rhachis abgehenden Primärmonopodien (Kladien) aus, die schon im vorigen Kapitel beschrieben wurde (siehe p. 907).

Dieses abwechslungsweise Unterdrücktwerden der rechten, resp. der linken lateralen Proliferationspotenz der Kormidien entlang der Hauptsprossachse (Kaulus) geschieht schon auf Ent-

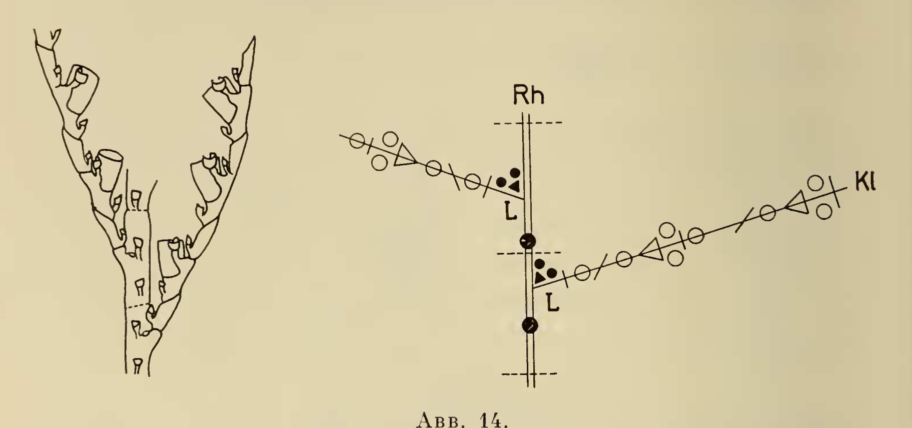


Abb. 14.
Plumularia bedoti Billard (nach Billard 1913).

wicklungsstufen, wo diese noch ein Primärmonopodium ist (vgl. Abb. 8).

Solange die Hauptsprossachse (Kaulus) noch ein Primärmonopodium ist und noch keine Rhachis, reden wir nicht von Kladien sondern von primärmonopodialen Rami (p. 904).

Es werden Sprossachsen, welche proximal primärmonopodial sind und die lateral von einer Rhachis abgehen (wie Kladien), ihrerseits distalwärts zu Rhachien, welche nun Kladien tragen (wir nennen sie Rami) und es entstehen derart Kormuskomplexe noch höherer Komplexität. Auch diese entwickeln sich zu Autonomata und bilden Symmetrien und Organe aus, welche die Integrationshöhe ihrer Komplexe morphologisch manifestieren. Dieser Prozess kann theoretisch beliebig oft wiederholt werden und es können sich also Strukturen höherer Einheit wiederum zu Einheiten (Autonomata) noch höherer Ordnung integrieren.

Wir nennen den primärmonopodialen, proximalen Teil einer Sprossachse, die weiter distal zu einer Rhachis wird, Pedunculum. Ein Pedunculum kann als beginnender Ramus anstelle eines Kladiums von einer Rhachis ausgehen oder als beginnender Kaulus von einem Basalstolon aus (vgl. Abb. 15).

Die Rhachisbildung und die Integrationsstufen frontal verzweigter Komplexe

Die Verhältnisse entsprechen hier denjenigen bei lateral verzweigten Komplexen: Die Hauptsprossachse wird zu einer Rhachis durch Verstärkung der Kormidialsprossachse und Rückbildung der Hth. Auch eine Linksrechts-Alternation der Primärmonopodien (Kladien) wird realisiert. Diese wird aber durch eine Winkeldrehung der Segmente des Sekundärmonopodiums (Rhachis) um dessen eigene Achse um ca. 90° erreicht. Ohne diese Winkeldrehung wäre der Komplex (ähnlich wie bei der Versalverzweigung) in einem symmetrischen Ungleichgewicht und die Rhachis eine

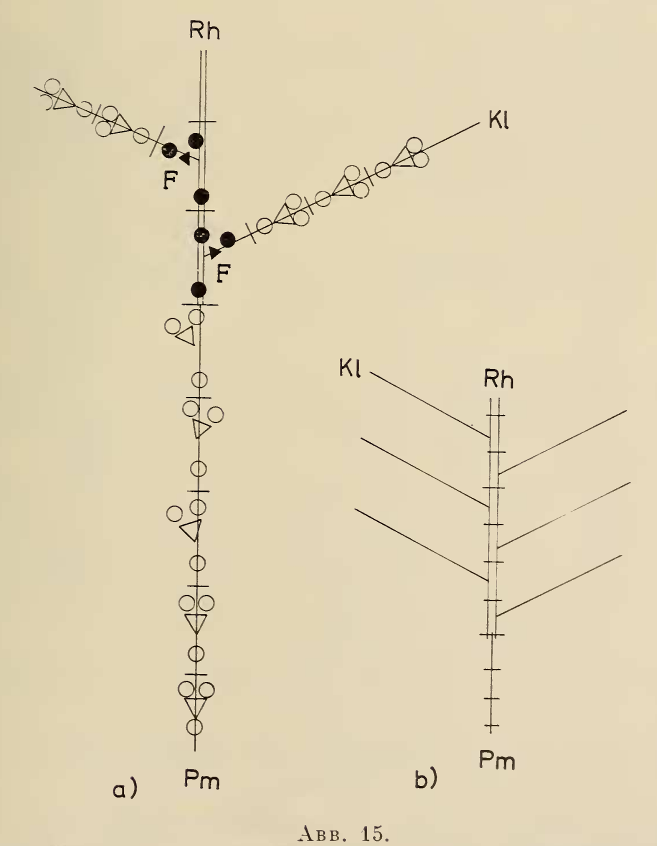


Abb. 15.
Rhachisbildung in frontal verzweigten Komplexen z.B. *Aglaophenia acacia* Allman. a) Schema mit Zoidsymbolen, b) Schema ohne Zoidsymbole.

Semirhachis. Auch auf diese Weise entsteht die bekannte Federform.

Auch bei frontal verzweigten Komplexen lässt sich der Vorgang der Bildung von Rhachien durch Umwandlung von Primärmonopodien mehrfach wiederholen. Das neue Sekundärmonopodium sitzt entweder anstelle eines Kladiums, oder eine Sprossachse, die proximal wie ein Kladium als Primärmonopodium begonnen hat (Pedunculum), wird in distaler Richtung zu einer Rhachis. Die Wiederholung der Bildung von Rhachien (rhachialen Rami) ist bei diesem Verzweigunstyp viel häufiger und führt zu zahlreicheren Integrationsstufen (Autonomiestufen) als beim lateralen.

Die ganze Unterfamilie der *Statopleinae*, (Allman), Billard verzweigt sich nach dem frontalen Modus.

Alle hier beschriebenen Rhachien (Sichel- und Pseudo-Fächelsympodium wie Sekundärmonopodien) können sich in gewissen Fällen isodichotom oder anisodichotom (pendelnd) gabeln. So z.B. bei *Monostaechas dichotoma* Allman und einigen *Aglaophenia*-Arten oder —Varietäten.

DIPLORHACHIS UND POLYRHACHIS

Einleitung

Dieses Kapitel hat in vielen Aspekten einen hypothetischen Charakter; es beschreibt Strukturen, die aus Rhachien direkt entstanden gedacht werden müssen, deren Interpretation aber, solange nicht sorgfältige kormoontogenetische Untersuchungen (d.h. praktisch Aufzuchten aus Planulae) geschehen sind, nur auf Indizien beruht. Es sind hier aber auch viele neue Befunde verarbeitet und in der Literatur verstreute Einzelargumente gesammelt und synthetisiert worden.

Die Diplorhachis
Die Kryptodichotomie von Sekundärmonopodien (Rhachien)

Das im Folgenden Gesagte stützt sich hauptsächlich auf Befunde bei *Halicornaria longirostris* Kirchenpauer; andere *Halicornaria*-Arten verhalten sich gleich.

Bei *Halicornaria*, welche sich nach dem frontalen Modus verzweigt, verwandelt sich die Rhachis bei der distalen Weiterbildung in der Weise, dass die Kormidium- (oder Zoid-) Anlagen verdoppelt

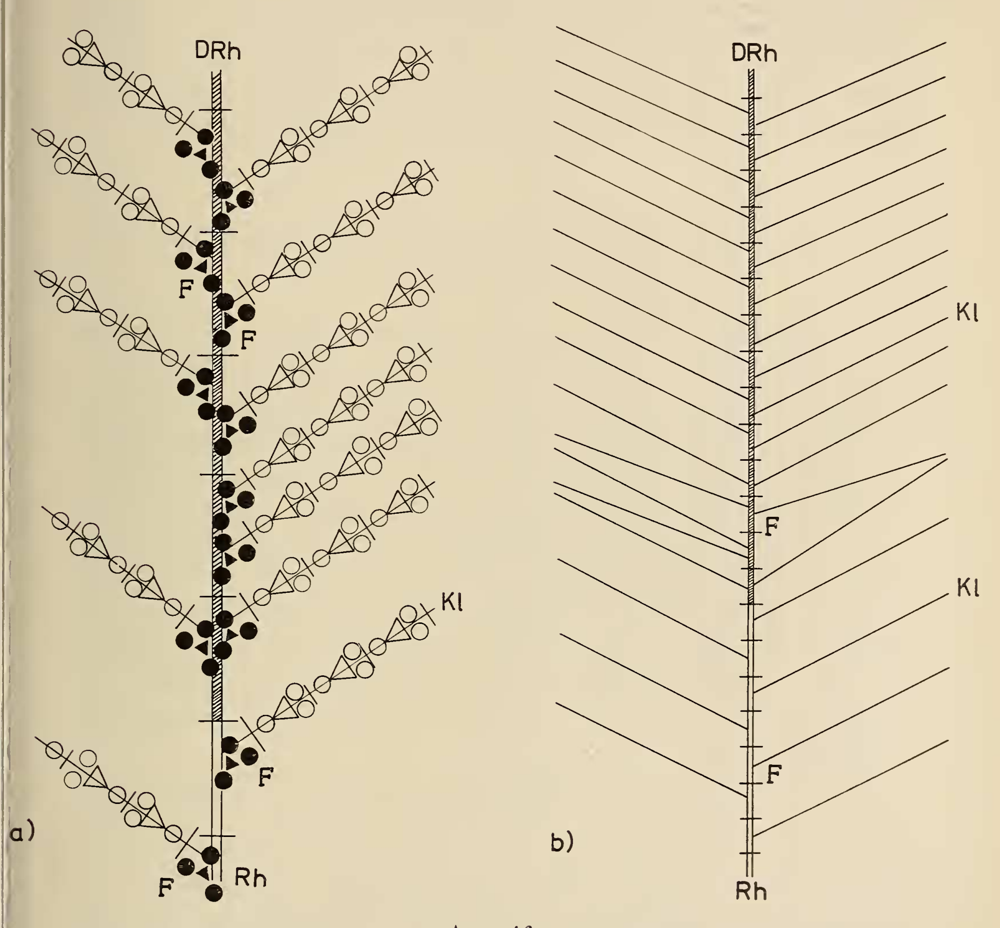


ABB. 16.

Kryptodichotomie = Diplorhachisbildung z.B. *Halicornaria longirostris* Kirchenpauer. a) Schema mit Zoidsymbolen, b) Schema ohne Zoidsymbole

werden, ohne dass jedoch die Sprossachse selbst sich teilt. Es trägt nun jedes Rhachissegment den doppelten Nth-Satz, zwei Abortivhydrotheken statt nur einer und zwei Kladien; gleichzeitig wird die Dicke der Achse verdoppelt. Wir nennen den Vorgang Kryptodichotomie.

Primär wird die Alternation der Kladien und die Lage der Zoide durch die Kryptodichotomie gestört, weiter distal arrangieren sich die getrennten Anlagen; es wird sekundär wieder eine Links-rechts-Alternation der Kladien ausgebildet (Reintegration).

Eine derart verwandelte Rhachis sei Diplorhachis genannt; eine Diplorhachis unterscheidet sich vom Sekundärmonopodium durch ihren grösseren Durchmesser und dadurch, dass sie pro Segment zwei Kladien und die doppelte Anzahl Zoide trägt.

Die Polyrhachis — Die intrapodiale Ramification Die Kladienwirtelbildung

Durch einen ähnlichen Vorgang wie den eben beschriebenen ist die Ausgestaltung des Stammes (Kaulus) und oft von Ästen (Rami) bei *Nemertesia* (und entsprechend gebauten anderen Gattungen) wahrscheinlich erklärbar. Auch bei *Nemertesia* beginnt die Hauptsprossachse (Kaulus) proximal als Rhachis mit einem Kladium pro Segment; die sich folgenden Kladien stehen in einer regelmässigen Alternation, bilden also zwei Ebenen. Folgt man der Hauptsprossachse distalwärts, so treten mehr Kladien pro Segment in mehr als zwei Ebenen angeordnet auf. Zuerst (proximal) ist die Reihenfolge der Kladien ungeregelt und nur ihre Zugehörigkeit zu einer bestimmten Ebene festgelegt. Weiter distal werden die Kladien eines Segments jeweils in Wirtel zusammengefasst (Integrationsleistung).

Die Vermehrung der Kladien geht mit einer Aufspaltung der Coenosarkröhre der Rhachis parallel; je weiter man der Hauptsprossachse distalwärts folgt, desto mehr Coenosarkröhren, welche sich mehrmals trennen und wieder vereinigen, befinden sich im Peridermrohr; gleichzeitig vermehrt sich die Zahl der Kladien und der Zoide auf der Hauptsprossachse. Jedesmal wenn eine solche Vermehrung der Coenosarkröhren und der Anzahl der Kladien, und damit der Ebenen, worin diese sich anordnen, stattfindet, lösen sich die Wirtel auf, um weiter distal — nun eine grössere Zahl Kladien umfassend — sich erneut zu bilden.

Wir nennen diesen Vorgang innere Ramifikation einer kormidialen Sprossachse oder intrapodiale Ramifikation und die dadurch entstehende Sprossachse eine Polyrhachis. Bei

Polyrhachien, vor allem bei Komplexen mit vielen Kladiumsebenen, also Coenosarkröhren, tritt auch meist ein Verlust der Septen, also der Segmentation auf. Polyrhachien haben immer die doppelte Anzahl Kladienebenen, als die Anzahl der Kladien pro

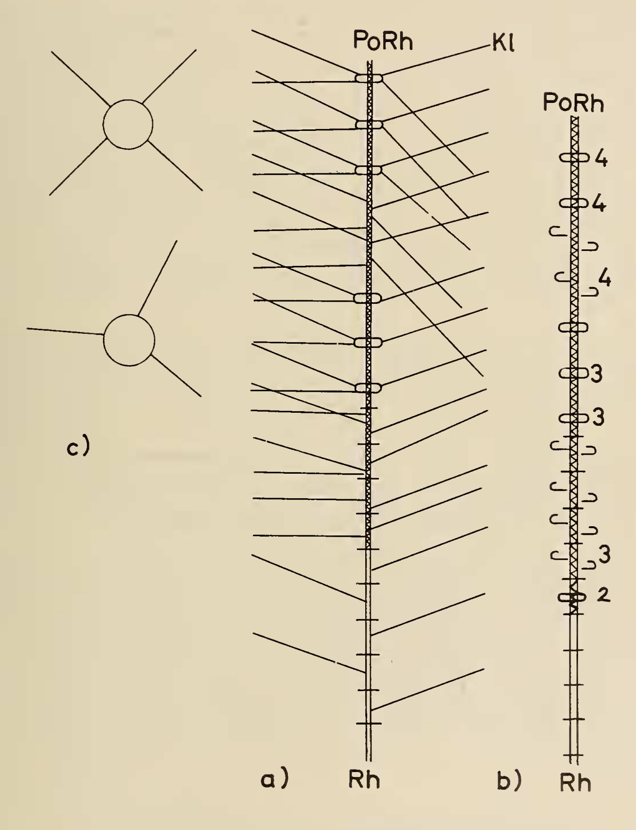


Abb. 17.

Intrapodiale Ramification = Polyrhachisbildung z.B. *Nemertesia*. a) Schema mit Kladien, b) Schema ohne Kladien, c) Querschnittschema. Eine Zahl neben dem Wirtelsymbol bedeutet die Anzahl der Kladien pro Wirtel.

Wirtel beträgt, weil einander folgende Wirtel jeweils um den halben Winkel zwischen zwei Kladien verschoben sind.

In Schemaskizzen werden die Wirtel der Polyrhachien durch ein liegendes Oval symbolisiert; eine Zahl neben dem Oval bedeutet die Anzahl der Kladien pro Wirtel.

DIE MONOSIPHONEN KORMOIDE

Einleitung

Die in den vorigen Kapiteln eingeführten und beschriebenen kormidialen Komplexe seien noch unter gemeinsamen Aspekten zusammenfassend betrachtet. Vorher müssen noch einige Begriffe neu eingeführt und alte exakter gefasst werden.

Monosiphones Kormoid nennen wir einen Kormuskomplex, der aus einer vom Substrat oder Basalstolon ausgehenden monosiphonen (d.h. nur aus einem Peridermrohr bestehenden) kormidialen Sprossachse und allen eventuell von dieser Sprossachse direkt oder indirekt ausgehenden weiteren Strukturen besteht. (Der Gesamtbegriff Kormoid wird später definiert werden; p. 948).

Die vom Substrat oder Basalstolon ausgehende kormidiale monosiphone Sprossachse (also die Hauptsprossachse des monosiphonen Kormoids) nennen wir Kaulus; ein Kaulus kann ein Primärmonopodium sein (auch wenn dieses sich nicht weiter verzweigt), er kann eine wie auch immer abgeleitete Rhachis, resp. Pseudorhachis oder Diplo- oder Polyrhachis sein (siehe auch p. 904: Primärmonopodialer Kaulus). Vom Kaulus abgehende, weitere kormidiale Achsen ausser den Kladien heissen monosiphone Rami (der Begriff Kladium ist auf p. 909 definiert).

Bildet ein monosiphoner Ramus weitere monosiphone Rami und diese wiederum, so reden wir von monosiphonen Rami zweiter, dritter usw. Ordnung (vgl. auch p. 904 Primärmonopodiale Rami).

Der kormogenetische Komplexitäts- und Integrationsgradient der monosiphonen Kormoide

Monosiphone Kormoide können sich als mehr oder weniger autonome, in sich abgeschlossene Gebilde entlang stolonalen Sprossachsen folgen. Dabei können Kormoide niederer Komplexität und Integrationshöhe und solche, welche schon komplexer und höher integriert sind, am selben Stolon vorkommen. Die einfacheren Kormoide befinden sich am Stolon proximal, also dort, wo es seinen Ursprung hat, die komplexeren, „evoluierteren“

und höher integrierten distal. Auch innerhalb kormidialer Komplexe gibt es diesen Komplexitäts- und Integrationsgradienten von proximal nach distal.

Es können sich z.B. proximal an einem Stolon monosiphone Kormoide befinden, welche nur aus einem Primärmonopodium bestehen, weiter distal solche, welche ein Sekundärmonopodium als Hauptsprossachse aufweisen, mit von diesem abzweigenden Primärmonopodien (Kladien) oder eine Sprossachse, die proximal als Primärmonopodium beginnt (Pedunculum) setzt sich distal als Rhachis fort. Dasselbe gilt für die Umwandlung von Rhachien in Diplo- oder Polyrhachien, was ja schon im Kapitel über die Diplo- und Polyrhachien erwähnt wurde. Es sind z.B. die proximalen Kauli von *Halicornaria* am Stolon Primärmonopodien, weiter distal am Stolon sind die Kauli Sekundärmonopodien (Rhachien) und noch weiter distal am Stolon sind sie Diplorhachien; oder ein Kaulus beginnt primärmonopodial um distalwärts rhachial zu werden, oder er beginnt rhachial und wird distalwärts diplorhachial.

Die genetische Festgelegtheit der Tektonik monosiphoner Kormoide

Obwohl während der Kormoontogenese bei ein und derselben Art Kormoide verschiedener Komplexitäts- und Integrationsstufen gebildet werden, gibt es doch für jede Art eine erblich festgelegte Maximalausgestaltung der Kormoide. Es gibt Arten, die nur Kormoide bilden, welche Primärmonopodien sind und gar keine genetische Möglichkeit zur Ausbildung von komplexeren Strukturen haben.

Eine Art ist am typischsten in ihrer maximalen Ausgestaltung; verschiedene Arten unterscheiden sich morphologisch an kormoontogenetisch früh ausgestalteten Strukturen und Komplexen weniger als an den maximal ausgestalteten (komplexeren und integrierteren), die sich im Kormus distal befinden.

Man muss bei Beschreibungen zur Systematik und beim Bestimmen von Formen darauf achten dass man nicht Kormoide, die noch nicht "maximal" sind, als eigene Arten beschreibt, oder bei einer falschen Art einordnet, wie das sehr oft geschehen ist. Solche Fehler sind z.B. für die Verwirrung in der Systematik des

Genus *Nemertesia* verantwortlich. Man muss also für jede Art nicht nur die Maximalausgestaltung der Strukturen und Komplexe, sondern auch die kormoontogenetischen Zwischenformen beschreiben. Wir betrachten nun die art- und alters*typischen, also genetisch festgelegten tektonischen Kriterien für die Beschreibung monosiphoner Kormoide.

1. Die maximale Grösse oder das maximale (komplexe) Alter * des Kormoids.

   Das komplexe Alter eines Kormoids ist direkt proportional seiner Grösse, respektive der Anzahl der es aufbauenden Untereinheiten. Dabei wird eine in arttypischen Grenzen variable Grösse nicht überschritten.

2. Die Umrisslinie oder allgemeine Form des Kormoids. Durch die Länge und Anordnung der einzelnen, unter sich gleichwertigen Sprossachsen verschiedener (topologischer) Alter * eines Kormoids wird dessen Umrisslinie bestimmt; auch sie ist alters- * (hier das komplexe Alter des Kormoids) und arttypisch.

3. Die Qualität und Anzahl der Sprossachsen und die Art und Weise, wie sie sich folgen, d.h. der Verzweigungstyp (z.B. versal, lateral, frontal) und der Proliferationsort der untergeordneten Sprossachse, also die Anordnung aller Sprossachsen.

4. Die Stellung der gleichwertigen und ungleichwertigen Sprossachsen zueinander und im Raum, welche durch zwei art- und alterskonstante * (hier das topologische Alter der jeweiligen Sprossachse) Winkel bestimmt ist. Die beiden Winkel sind die folgenden:

   1. Der Winkel zwischen zwei (oder bei Wirteln mehreren) gleichartigen Sprossachsen, welche von einer übergeordneten Sprossachse abgehen, wobei der Querschnittsmittelpunkt der übergeordneten Sprossachse der Scheitelpunkt des Winkels ist. Dieser Winkel wird bei bilateralen Komplexen von Frontalseite zu Frontalseite der gleichwertigen Spross-

* Die verschiedenen in Kormen geltenden Alterskategorien werden auf pp. 972 ff. eingeführt.

achse gemessen. Wir nennen diesen Winkel den **Grundrisswinkel** (γ).

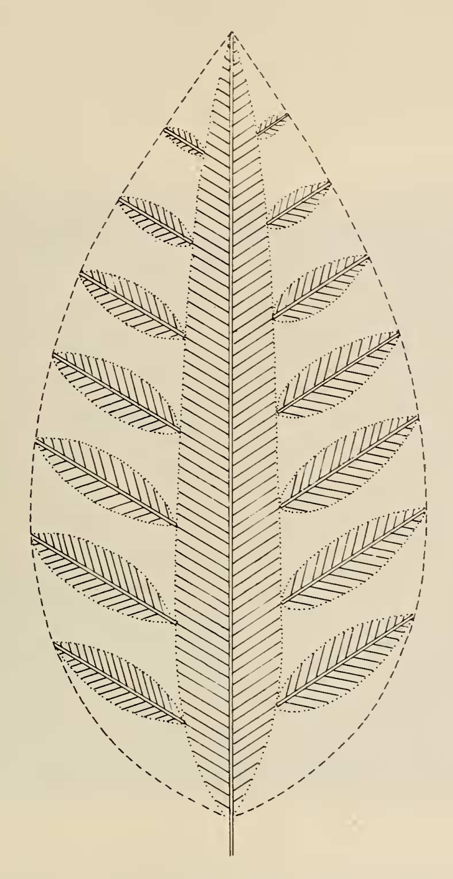


ABB. 18.

Umrisslinie eines kormidialen Komplexes 5. Ordnung (gleichzeitig Schema für ein hochintegriertes Ramifikationsmuster).

Legende: - - - - - - Umrisslinie des Komplexes 5. Ordnung
.... Umrisslinien der Komplexe 4. Ordnung
———— Kladien und Peduncula der Rami
════ Rhachien (Kaulus und Rami 1. Ordnung)

2. Der Winkel zwischen einer übergeordneten und der davon abgehenden untergeordneten Sprossachse; Scheitelpunkt des Winkels ist hier der Proliferationspunkt. Dieser Winkel wird distal vom Proliferationspunkt (auf die übergeordnete Sprossachse bezogen) gemessen; wir nennen ihn **Aufrisswinkel** (α).

Ist die Stellung der jeweils längs einer Sprossachse vorkommenden Grundrisswinkel zueinander durch Regeln festgelegt und die Grösse dieser Winkel konstant, so ordnen sich die untergeordneten Sprossachsen in bestimmten Ebenen an.

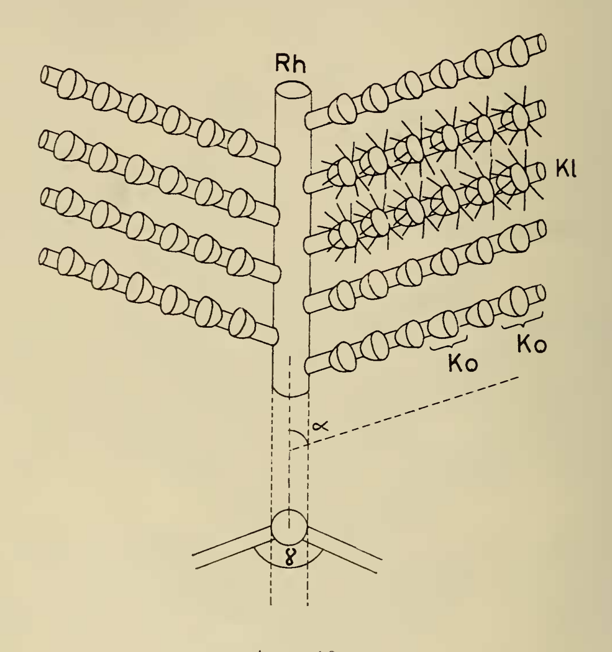


Abb. 19.
Zoidfläche eines kormidialen Komplexes 4. Ordnung (Schema).

(Bei *Streptocaulus* z.B. in einer spiraligen Ebene). Haben wir eine Rhachis mit alternierenden Kladien, so liegen jeweils die rechten und die linken Kladien je in einer Ebene; wenn alle Kladien parallel stehen und alle Frontalseiten gleich orientiert sind, entsteht eine sogenannte, aus den zwei zueinander geneigten Ebenen gebildete Zoidfläche. Der ganze Komplex aus Kaulus oder Ramus und Kladien weist also ebenfalls eine Frontal — und eine Versalseite auf. Es können Kormoide höherer Ordnung — also solche welche aus Rhachisrami aufgebaut sind — konstante Sprossungswinkel ihrer Rami aufweisen (Ramusebene), sodass wiederum eine Zoidfläche entsteht.

Die Zoidflächen stellen sich in der Regel senkrecht zu der Hauptströmungsrichtung des Wassers, sie sind also ein für oekologische Untersuchungen wichtiges Kriterium.

5. Die Krümmung der Sprossachsen. Die kormidialen Sprossachsen sind meist nicht gerade, sondern weisen ein ebenfalls

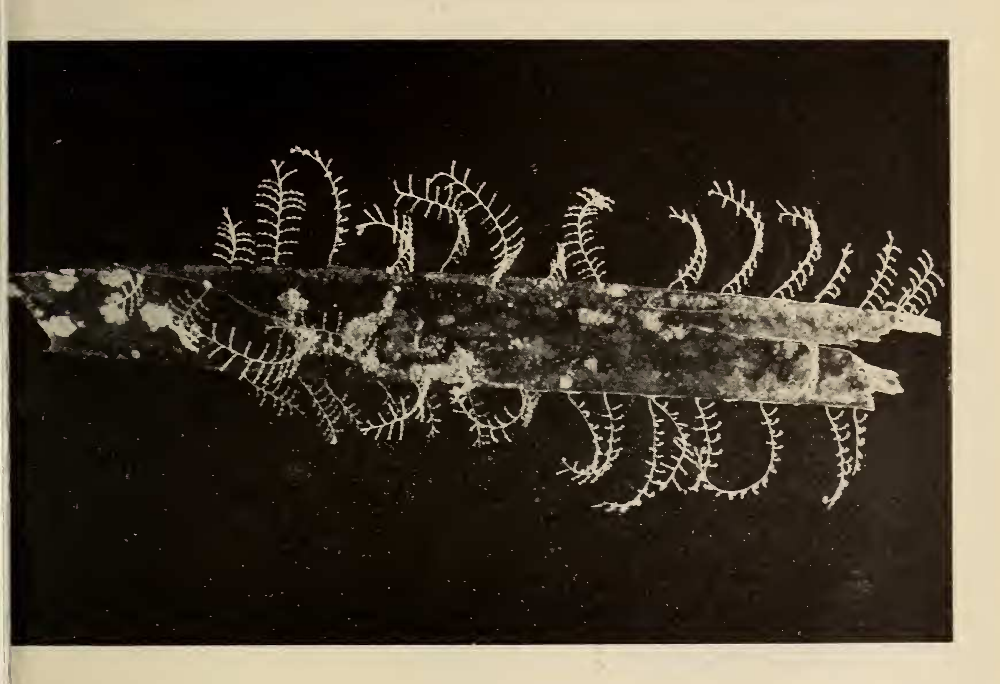


Abb. 20.
Arttypische Krümmung der Rhachien (Kauli), *Aglaophenia harpago* v. Schenck.

art- und alterstypische (topologisches Alter) Krümmung auf. In der Regel bilden die konvexen Seiten der Sprossachsen die Zoidfläche, d.h. die frontale Seite einer jeden Sprossachse ist auch die konvexe Seite. Die Krümmung einer Sprossachse ist, wie eben gesagt, alterstypisch. So kann ein Kaulus oder ein Ramus (Rhachis, Diplorhachis) in seinem distalen Teil stärker gekrümmt sein als in seinem proximalen, oder sich am Kaulus distal befindliche Kladien sind anders gekrümmt als solche, welche proximal stehen.

6. Die Verteilungsmuster der Sexualorgane im Kormoid. Auf die Verteilung der primären und accessorischen Sexualorgane im Kormoid wird im Kapitel über die accessorischen Sexualorgane und in demjenigen über die polysiphonen Kormoide näher eingegangen werden (siehe Abb. 35).

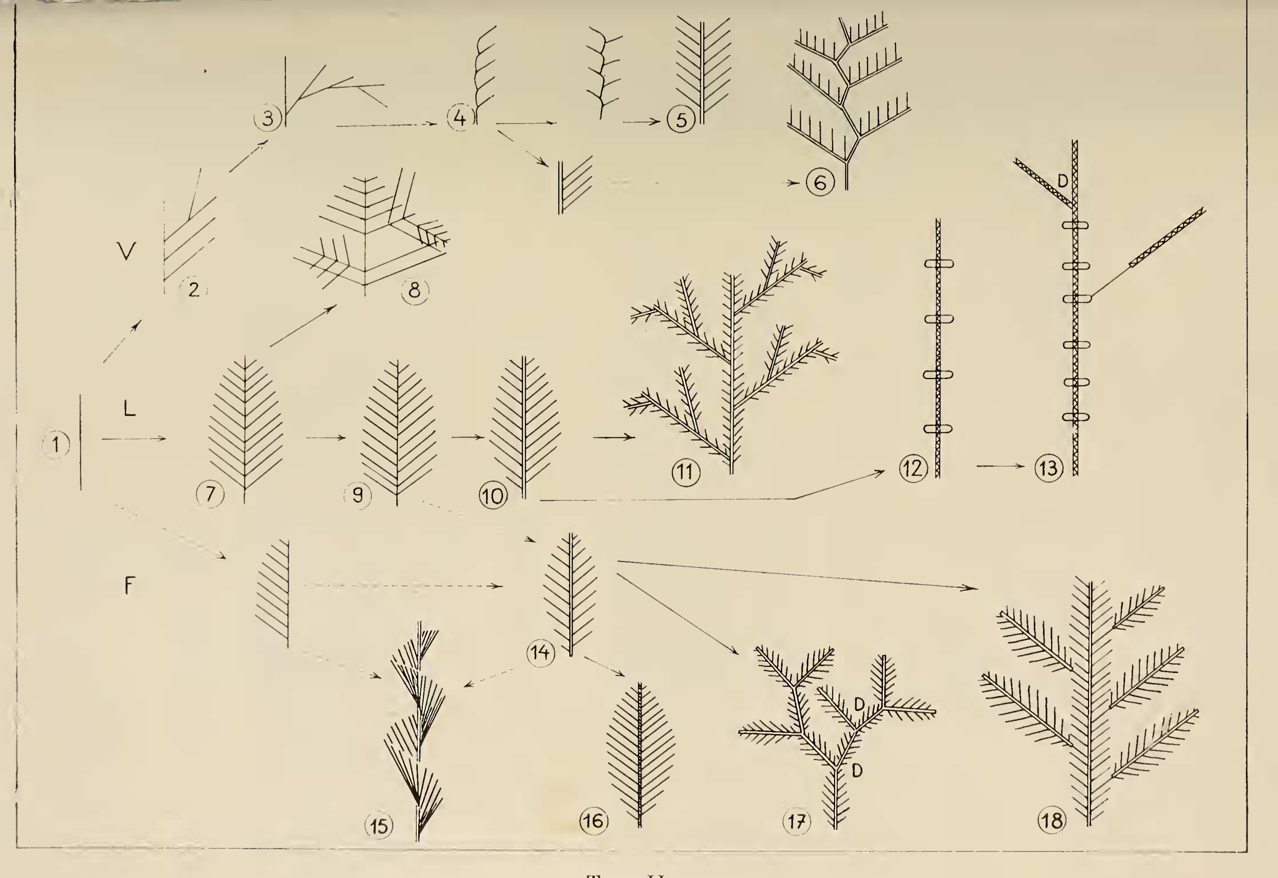
Alle diese Kriterien ergeben Hinweise für die Integrationshöhe (und somit Evolutionshöhe). So ist z.B. eine Form, welche keine geregelte Umrisslinie des Kormoids aufweist, weniger integriert als eine solche mit genau festgelegter Umrisslinie, eine Form, bei der die Abgangsstellen der Rami und deren Winkel (Grundriss-, Aufrisswinkel) arttypisch sind, die also geregelte Rami-Abstände und -Folgen zeigt (z.B. Alternation, Gegenständigkeit, Spirale), höher evoluiert als eine solche ohne diese Merkmale.

Versuch zur Darstellung einer phylogenetischen Ableitbarkeit der monosiphonen Kormoide

Dieses Kapitel wird bloss aus einer Tafel in Form eines unvollständigen und hypothetischen Stammbaums verschiedener monosyphoner Kormoide bestehen; dabei wird noch weiter schematisiert, indem die Zoide in der Darstellung weggelassen werden. Diese Tafel wird gerade wegen Ihres hypothetischen Wertes auch nicht kommentiert, es werden lediglich namentliche Beispiele für jedes der gezeigten Schemata in einer beigefügten Liste genannt. Die Subkomplexe sind nicht berücksichtigt. (Tf. II).

LISTE VON BEISPIELEN ZUR TAFEL II.
(hypothetische Phylogenese der monosiphonen Kormoide)

(1) *Antennella* Allman
Antennellopsis Jaederholm
(2) manchmal *Antennella secundaria* (Gmelin)
(3) *Monostaechas fisheri* Nutting
(4) ,, *quadridens* Mc Crady; (det. *Stechow*)
(5) ,, *sibogae* Billard
(6) ,, *dichotoma* Allman
(7) *Thecocaulus plagiocampus* (Pictet)
manchmal *Thecocaulus catharina* (Johnston)



Taf. II.

Mögliche phylogenetische Ableitung der monosiphonen Kormoide.
Die verwendeten Symbole sind dieselben wie in den Textabbildungen; dazu noch:

——→ wahrscheinliche phylogenetische Beziehung

– – – → mögliche phylogenetische Beziehung

Die Nummern (1) - (18) beziehen sich auf die angefügte Liste von Beispielen.

(8) *Thecocaulus catharina* (Johnston)
(9) ,, *buski* (Bale)
,, *liechtensternii* (Marktanner)
,, *polymorphus* (Billard)
,, *concavus* (Billard)
manchmal *Thecocaulus diaphanus* (Heller)
(10) viele *Plumularia*
(11) *Plumularia badia* (Kchp.)
,, *megalocephala* Allman; (det. Stechow)
,, *alicia* Torrey; (det. Stechow) (Kladien erst an den Rami 2. Ordnung)
(12) *Nemertesia antennina* (Linné)
,, *belini* Bedot
(13) *Nemertesia ramosa* Lamouroux
manchmal *Nemertesia antennina* (Linné)
(14) viele *Aglaophenia*, viele *Cladocarpus*, viele *Halicornaria*, viele *Thecocarpus*
(15) *Streptocaulus pulcherrimus* Allman
(16) *Halicornaria longirostris* (Kchp.) mit Diplorhachis
(17) *Aglaophenia dichotoma* (Sars)
(18) *Aglaophenia acacia* Allman
,, *elongata* (Meneghini)
,, *cupressina* Lamouroux
Cladocarpus cornulus Verril (Coll. München).

DIE SUBKOMPLEXE

Einleitung

Unter dem Begriff Subkomplexe werden solche kormale Komplexe zusammengefasst, welche auf andere kormale Komplexe aufgestockt sind, ohne einen neuen Überkomplex zu bilden, indem sie sich in den bestehenden Komplex als Organe einordnen.

Die Parakladien

Als Parakladien bezeichnen wir von Kladien ausgehende weitere Kladien. Parakladien proliferieren entweder nach dem lateralen oder frontalen Verzweigungstyp, wobei es oft nicht zu entscheiden ist, ob ein Parakladium einseitig lateral oder ob es frontal gesprosst ist.

Die Potenz zur Parakladienbildung ist in den meisten Fällen auf das proximalste Kladiumsegment beschränkt. (Wir haben hier also eine analoge Erscheinung, wie wir sie für die Versalverzweigung schon kennen.)

Ein Kladium, welches ein Parakladium trägt, nennen wir Träger- oder Basiskladium.

Parakladien können ihrerseits Parakladien hervorbringen. Es entstehen so Parakladien zweiter, dritter usw. Ordnung.

Die Basisabschnitte derartiger Parakladien können eine Art (sichelsympodial aufgebauten) Pararamus bilden, ähnlich der sichelsympodialen Pseudorhachis (Semirhachis) bei der Versalverzweigung (Pseudopararamus).

Eine Art, welche solche Pseudopararami bildet ist *Nuditheca dalli* Clark.

Die Parakladienbildung steht bei den meisten Arten, hauptsächlich bei fast allen *Statopleinae (Aglaopheninae)* in einem Zusammenhang mit der Sexualreife. Parakladien sind nämlich meistens accessorische Sexualorgane (p. 932) und erliegen als solche oft weitgehenden morphologischen Umwandlungen; sie werden zu Metakladien.

Die Pararami — Die Pararhachis

Ausser den eben genannten aus den Proximalstrecken von Kladien und Parakladien sichelsympodial aufgebauten Pseudopararami gibt es bei Statopleinae monopodiale (echte) Pararami, d.h. sich anstelle von Kladien befindliche Rhachien oder Rhachien mit Peduncula, welche aber nicht wie echte Rami das Kormoid auf eine höhere Autonomiestufe erheben, sondern lediglich Organe innerhalb des Kormoids einer schon realisierten niederen Autonomiestufe bleiben. Auch solche Pararhachien sind meistens accessorische Sexualorgane und als solche umstrukturiert (Corbula-Pseudocorbularhachien pp. 334 u. 339/40).

Die Metakladien

Kladien und Parakladien können ihre ursprüngliche „Funktion" und Gestalt weitgehend verlieren und zu spezialisierten Strukturen

oder Organen des Kormoids werden; solche ganz oder teilweise umgebauten Kladien oder Parakladien nennen wir Metakladien.

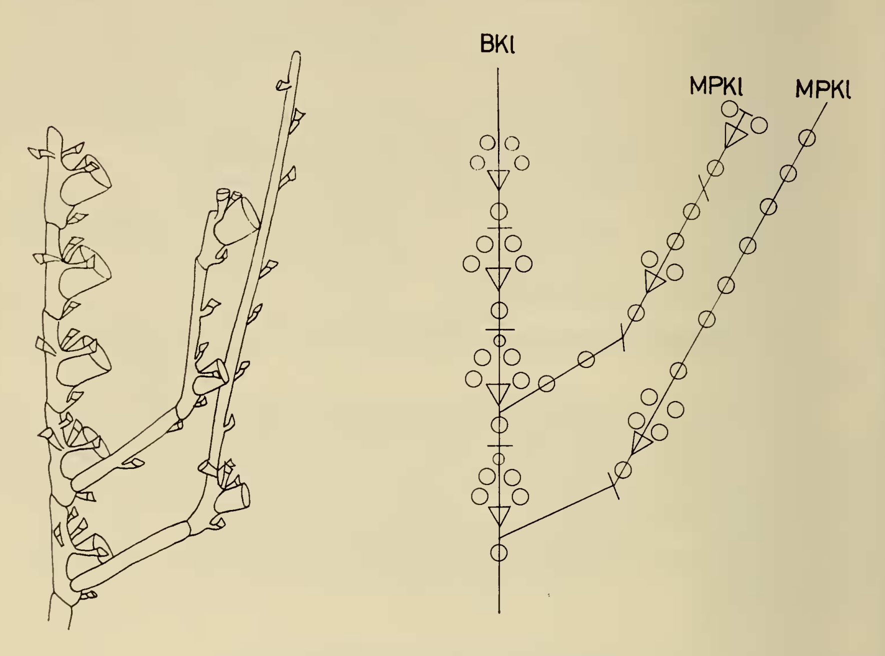


Abb. 21.
Polyplumaria billardi Bedot (Coll. Genève, det. Bedot).

Kladien, welche Träger von Parakladien sind (Basiskladien), haben oft ein umgebautes Proximalsegment; das proximalste Segment ist also in der selben Weise umgebaut wie ein Rhachissegment. Die folgenden Segmente sind wieder normale Kladiumsegmente. Wir nennen ein solches Basiskladium mit umgebautenem Proximalkormidium trotzdem nicht Metakladium.

Die Bildung von Metakladien steht meistens (vielleicht immer) im Zusammenhang mit der Sexualreife. Metakladien sind accessorische Sexualorgane oder Teile von accessorischen Sexualorganen, über deren Funktion allerdings nur Vermutungen angestellt werden können (vgl. p. 944).

Unter accessorischen Sexualorganen sind hier Strukturen verstanden, welche die primären Sexualorgane, die Gonotheken resp. Gonokormidien, begleiten oder mit der sexuellen Reife auf-

treten, ohne direkt reproduktive Funktionen zu erfüllen. Sie können (müssen aber nicht) sexualdimorph sein.

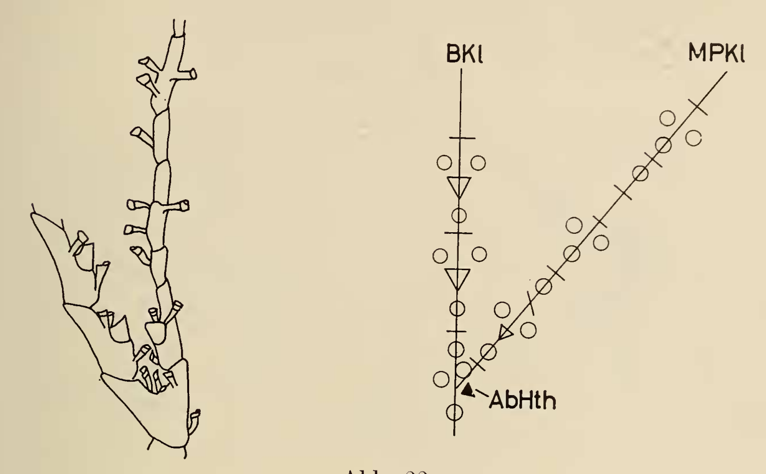


Abb. 22.
Polyplumaria sibogae Billard (nach Billard 1913).

Metakladien sind meistens Nematokladien, d.h. die Hth. werden reduziert oder verschwinden, während die Nth. bleiben und ihre Grösse oft ein Vielfaches derjenigen, die sich auf gewöhnlichen Kladien befinden, erreicht Bei gewissen Genera und Arten wachsen Kladien oder Metakladien distal in einen Dorn aus und tragen keine Zoide mehr.

Z.b. *Acanthella* Allman und *Acanthocladium* Allman, *Lytocarpus saccarius* Allman (Abb. 24) *Cladocarpus dolichotheca* Allman (Abb. 30).

Auch Basiskladien können zu Metakladien werden, indem nurmehr ein Kormidium davon gebildet wird, welches in extremen Fällen umgebaut sein kann (Metabasiskladium).

. So ist der Basisteil (p. 940) der Corbulacosta von *Aglaophenia* gebildet (Abb. 33).

Sind Kladien, Parakladien oder Metakladien spezialisierte Träger von Gonotheken (oder Gonokormidien), nennen wir sie Gonokladien.

Die Subkomplexe sind meistens accessorische Sexualorgane oder Teile von accessorischen Sexualorganen. Wir räumen diesen ein eigenes Kapitel ein.

DIE ACCESSORISCHEN SEXUALORGANE DER STATOPLEINAE

Einleitung

Im vorigen Kapitel sind Strukturen genannt worden, die sehr oft accessorische Sexualorgane oder Teile von solchen sind. Wir wollen nun solche accessorische Sexualorgane aufzählen und auf ihre mögliche phylogenetische Evolution und ihre Homologie hin betrachten. Über ihre Bedeutung für das Kormoid und den Kormus soll eine Aussage versucht werden. Unsere Betrachtung wird auf die Unterfamilie der *Statopleinae* (Allman), Billard, beschränkt, weil in dieser Gruppe die accessorischen Sexualorgane unvergleichlich viel wichtiger sind als bei den übrigen Plumulariiden.

Die Ausbildungsformen der accessorischen Sexualorgane und Versuch zur Darstellung ihrer phylogenetischen Ableitbarkeit

Um der besseren Klarheit und Übersichtlichkeit willen stellen wir diesen Abschnitt in Form einer stark systematisierten, knappen Aufzählung der Ausbildungstypen von accessorischen Sexualorganen dar, welche durch Abbildungen und Schemaskizzen ergänzt wird. Eine Tafel (Taf. III) zeigt uns einige der aufgezählten Typen in ihrer Lage in grösseren Teilen des Kormoids sehr stark schematisiert und in einer Tafel (Taf. IV) sind die bekannten Ausgestaltungsformen von Sexualorganen in einer (supponierten und unvollständigen) Stammbaumanordnung zusammengefasst. Der Abschnitt umfasst auch eine Liste von Beispielen für jeden der aufgezählten Ausbildungstypen.

In allen Abbildungen, in den beiden Tafeln sowie in der Liste von Beispielen wird auf die in der Aufzählung verwendeten Ordnungszeichen Bezug genommen. Es sind nur prägnante Ausgestaltungstypen repräsentiert. Übergangsformen zwischen den dargestellten sind weggelassen. Die Abbildungen wurden zum Teil der Literatur entnommen und dabei oft vereinfacht oder beruhen auf eigenen Zeichnungen.

I. Formen ohne accessorische Sexualorgane:

a) Die Gonotheken sitzen an Kladien (Taf. III).

b) Die Gonotheken sitzen an Kladien und Rhachien.

c) Die Gonotheken sitzen an Rhachien (Abb. 23, Taf. III).

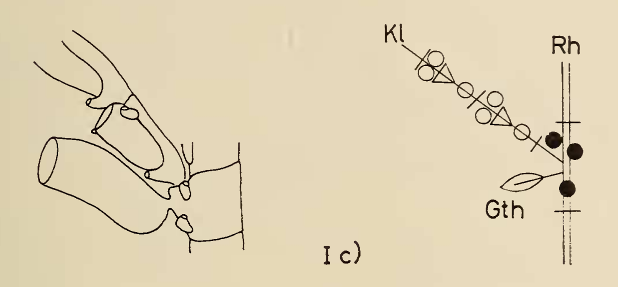


Abb. 23.
Halicornaria vegae Jäderholm (nach Jäderh.). I c).

II. Formen ohne Parakladien mit Metakladien, welche Gono-Nematokladien sind:

1. Ohne Pararhachis: die Metakladien sitzen anstelle gewöhnlicher Kladien (Abb. 24, 25, Taf. III).

2. Mit Pararhachis: Kladien sind durch Pararhachien ersetzt (direkt oder durch Intervention von Peduncula), welche

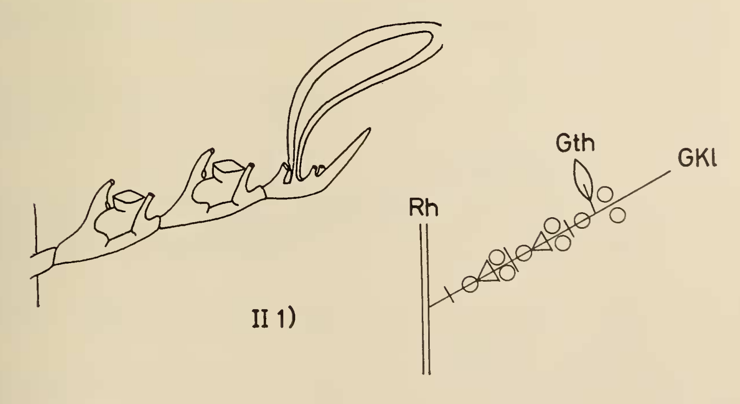


Abb. 24.
Lytocarpus (Halicornaria) saccarius (Allman) (nach Allman). II 1)

die Metakladien tragen. Das ganze Gebilde aus Pararhachis (und evt. Pedunculum) und Metakladien nennen wir Pseudocorbula, die Pararhachis Pseudocorbularhachis. (Taf. III).

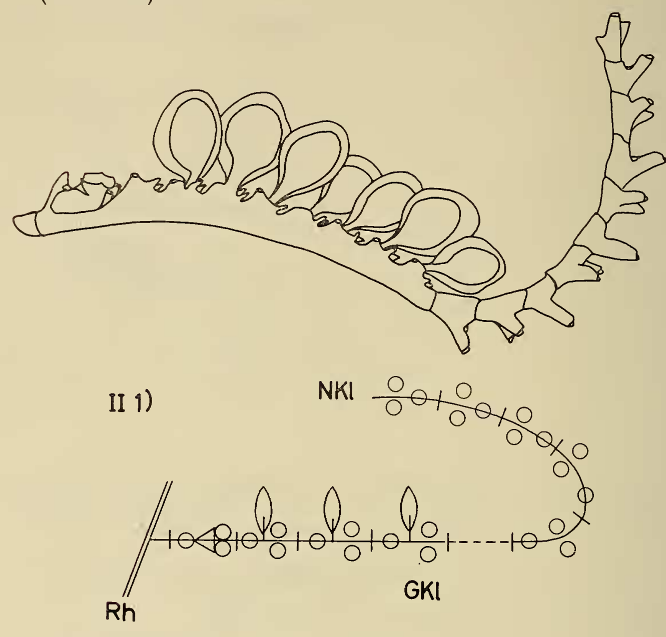


Abb. 25.
Lytocarpus balei Nutting (Coll. München, det. Stechow). II 1).

III. Formen mit Parakladien, die Metakladien, nämlich Gono-Nematokladien sind.

Die Gonotheken befinden sich also auf Parakladien. Bei allen solchen Formen sind die Basiskladien keine Metakladien sondern voll ausgebildet.

1. Ohne Pararhachis: die Basiskladien gehen von derselben Rhachis aus (Kaulus oder Ramus) wie die gewöhnlichen Kladien. Es können:
   a) Alle Basiskladiumsegmente Metaparakladien hervorbringen (Abb. 26, Taf. III) oder
   b) Nur das proximalste Basiskladiumsegment trägt paarig zwei Meta-Parakladien (Abb. 27);
   oder

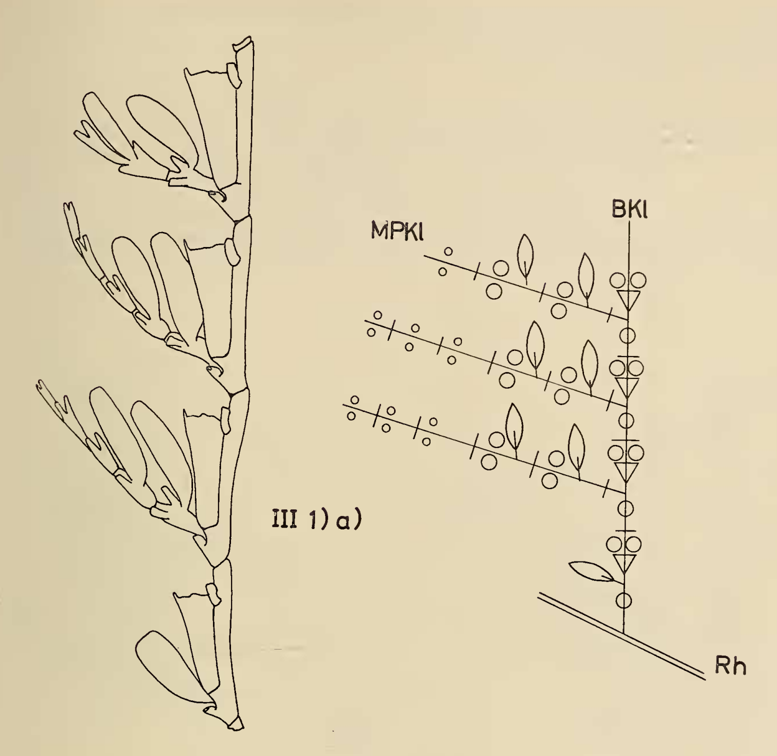


ABB. 26.
Cladocarpella sibogae (Billard) (nach BILLARD 1913). III 1) a).

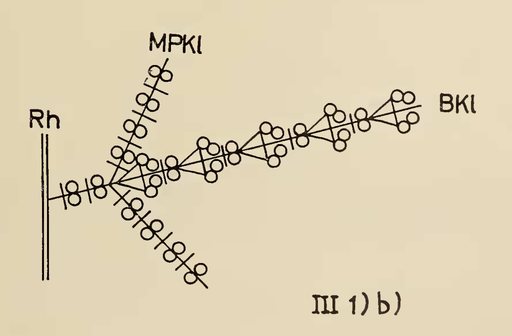


ABB. 27.
Cladocarpus lignosus Kirchenpauer (Coll. München, det. STECHOW). III 1) b).

c) Nur das proximalste Basiskladiumsegment trägt ein Meta-Parakladium;
oder

d) Nur das proximalste Basiskladiumsegment trägt ein Meta-Parakladium 1. Ordnung, dessen sämtliche Segmente die Potenz zur Bildung von Meta-Parakladien 2. Ordnung haben. Die Gonotheken sitzen auf dem rhachisähnlichen Meta-Parakladium 1. Ordnung (Abb. 28).

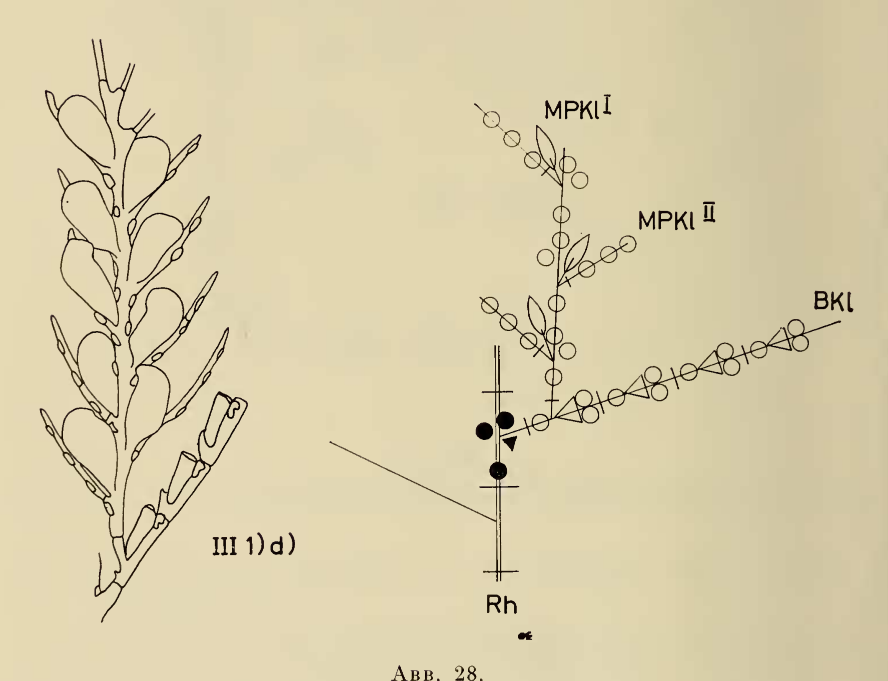


Abb. 28.
Cladocarpus paradiseus Allman (nach Nutting 1900) III 1) d)

2. Mit Pararhachis: Die Basiskladien zweigten ihrerseits von einer Pararhachis ab, die anstelle eines gewöhnlichen Kladiums sässe. Es ist keine solche Form bekannt.

IV. Formen mit Parakladien, die Metakladien, aber keine Gonokladien sind.

Die Meta-Parakladien sind Nematokladien, die Gonotheken sitzen an Rhachien.

A. Die Basiskladien sind keine Metakladien, sondern besitzen die volle Anzahl ganz ausgebildeter Kormidien (Segmente).

1. Ohne Pararhachis:

a) Das proximalste Basiskladiumsegment trägt ein Meta-Parakladium.

b) Das proximalste Basiskladiumsegment trägt ein Meta-Parakladium 1. Ordnung, dessen proximalstes

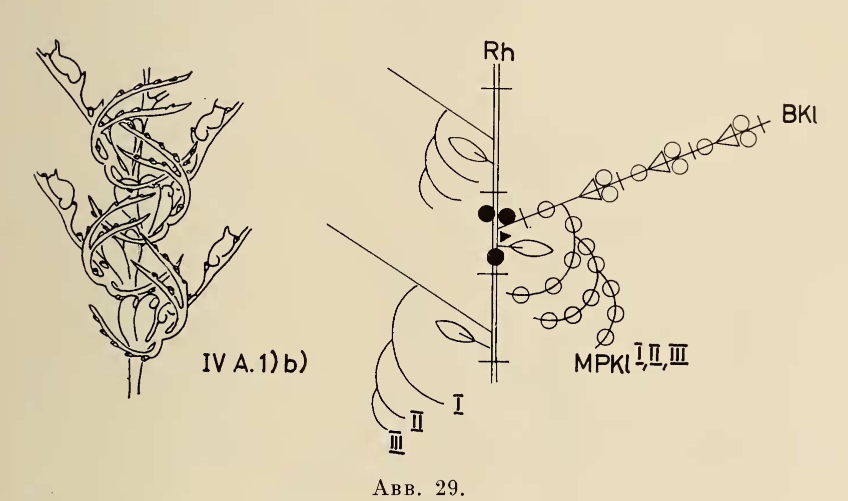


Abb. 29.
Cladocarpus ventricosus Allman (nach Nutting 1900) IV A. 1) b).

Segment ein Meta-Parakladium 2. Ordnung hervorbringt. Das proximalste Segment des Meta-Parakladiums 2. Ordnung kann ein Meta-Parakladium 3. Ordnung hervorbringen usw. (Abb. 29, Taf. III).

2. Mit Pararhachis: keine Form bekannt.

B. Die Basiskladien sind Metakladien, indem die Anzahl der Segmente reduziert ist. Bei hoch evoluierten Formen (Aglaophenia) ist das einzige Basiskladiumsegment weitgehend umgebaut.

1. Ohne Pararhachis: die einzige mir bekannte Form ist gebaut wie IV. A. 1. *b)*, jedoch sind die distalsten Basiskladien Metakladien mit einer reduzierten Anzahl Segmente (Übergangsform) (Abb. 30).

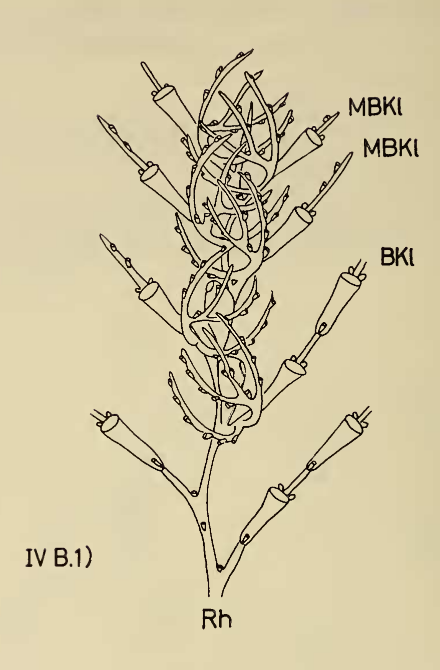


Abb. 30.
Cladocarpus dolichotheca Allman (nach Nutting 1900) IV B. 1).

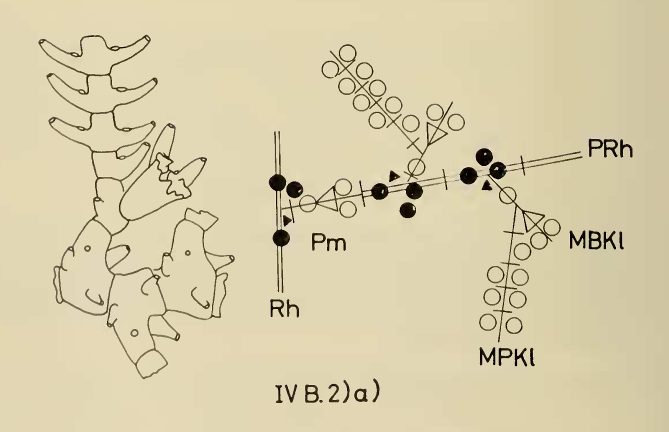


Abb. 31.
Thecocarpus laxus Allman (nach Billard 1913) IV B. 2) a).

2. Mit Pararhachis: das ganze Gebilde wird echte Corbula genannt. Die Pararhachis beginnt als Pedunculum, welches bei weniger hoch evoluierten Formen

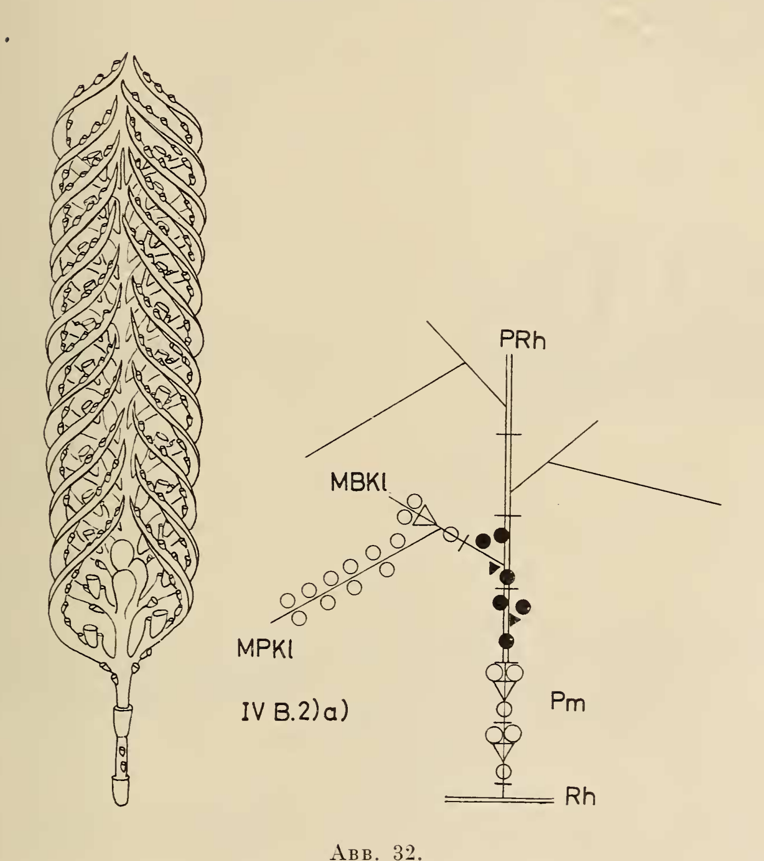


Abb. 32.
Thecocarpus bispinosus Allman (nach Allman) IV B. 2) a).

mehrere Segmente, bei höchst evoluierten ein Segment aufweist (Taf. III).

a) Meta-Basiskladium mit einem voll ausgebildeten Segment (Kormidium) (Abb. 31, 32).

b) Meta-Basiskladium mit einem rudimentären, umgebauten Kormidium, dessen Zoide teilweise miteinander verschmolzen sind. Meta-Parakladium

(Nematokladium) blattartig verbreitert. Bei weiblichen Corbulae Nematokladien verwachsen (Sexualdimorphismus) (Abb. 33).

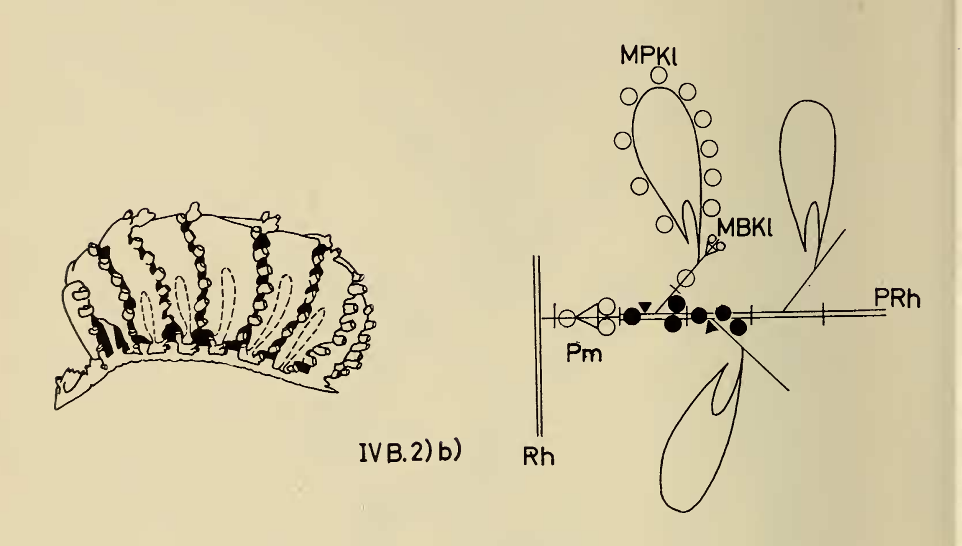
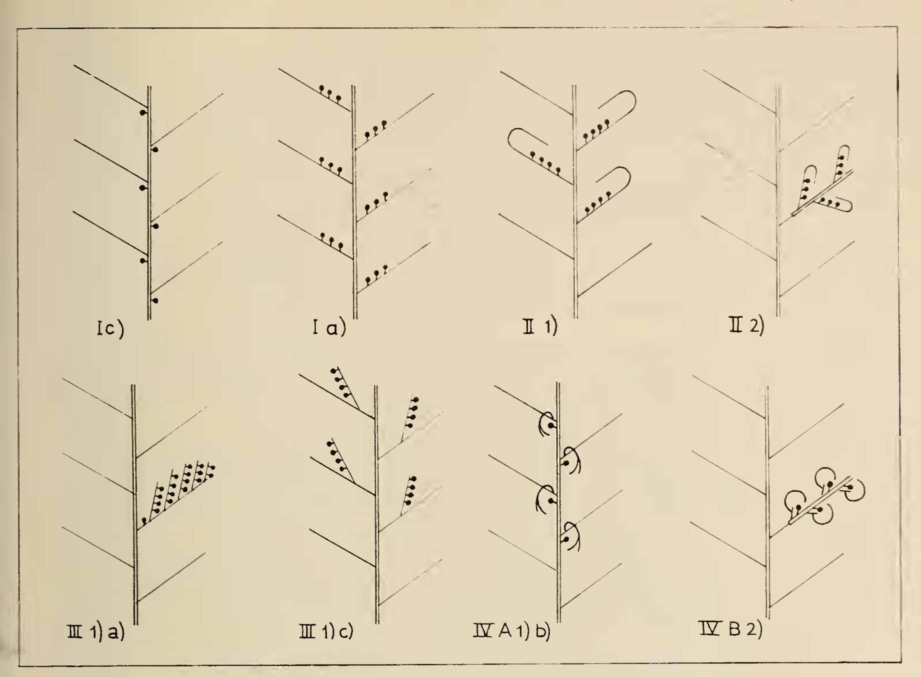


Abb. 33.

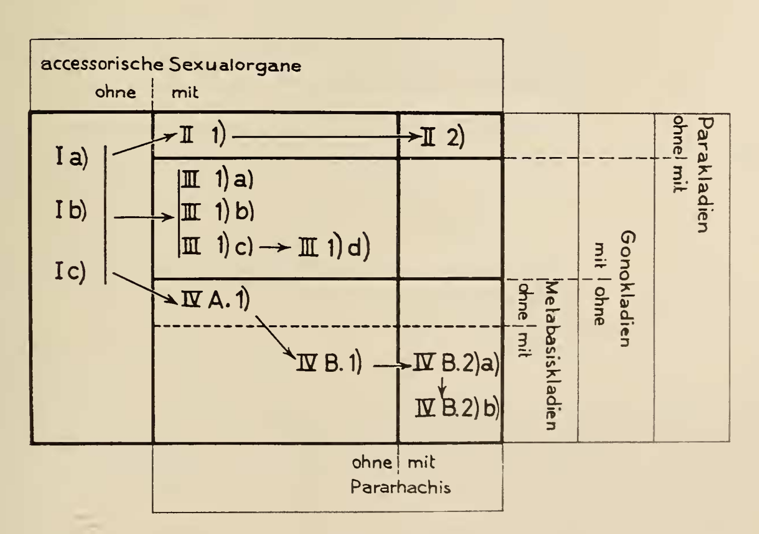
Aglaophenia late-carinata Allman (nach Vannucci 1946) IV B. 2) b).
Zu Abb. 31., 32. u. 33.: MBKl und MPKl zusammen heissen Corbulacosta; MBKl allein ist der sog. Basalteil der Corbulacosta; MPKl allein ist der sog. Apicalteil der Corbulacosta. Die Gonotheken sitzen auf der Pararhachis (Corbularhachis, Gonorhachis).

Zu den unter IV. B. 2. *b)* genannten Corbulae sei noch Folgenden angemerkt:

Corbulae sind bei hoch evoluierten Formen sexualdimorph; es würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen, wollten wir dieses äusserst komplizierte Gebilde und seine Genese beschreiben. Es sei hier auf die Arbeiten von Leloup (1932) und von Faure (1960) hingewiesen, welche auf die Homologie und Morphologie (Leloup) und Morphogenese (Faure) gründlich eingehen. Die Teile der Corbula in der hier angewendeten Nomenklatur wurden in der Legende zu den entsprechenden Abbildungen kurz aufgezählt (Abb. 31—33).



Taf. III.
Sexualorgane der Statopleinae Übersichtsschemata.



Taf. IV

Mögliche phylogenetische Ableitbarkeit der Sexualorgane der Statopleinae.
——————→ wahrscheinliche phylogenetische Beziehung.

LISTE VON BEISPIELEN FÜR DIE VERSCHIEDENEN TYPEN VON SEXUALORGANEN

I. a) *Halicornaria expansa* Jäderholm
Halicornaria speciosa Allman
Halicornaria vegae Jäderholm (Abb. 23)
b) *Cladocarpus (Halicornaria) integer* Sars
c) *Halicornaria bipinnata* Allman

II. 1) *Lytocarpus (Halicornaria) intermedius* (Billard)
Lytocarpus (Halicornaria) saccarius (Allman) (Abb. 24)
Lytocarpus philippinus Kchp.
Lytocarpus phoeniceus Busk, det. STECHOW
Lytocarpus balei Nutting, det. STECHOW (Abb. 25)
Lytocarpus filamentosus (Lamarck), det. STECHOW
2) *Pleurocarpa (Lytocarpus) grandis* (Clarke)
Pleurocarpa (Lytocarpus) ramosa (Allman) 1885
Pleurocarpa (Lytocarpus) ramosa (Fewkes) 1881
Pleurocarpa (Lytocarpus) clarkei (Nutting)

III. 1) a) *Cladocarpella (Cladocarpus) distoma* (Clarke), det. Stechow
Cladocarpella (Cladocarpus) sibogae (Billard) (Abb. 26)
b) *Cladocarpus lignosus* Kchp. (Abb. 27)
Dinotheca dofleini Stechow
c) *Cladocarpus pourtalesi* Verrill
d) *Cladocarpus paradiseus* Allman (Abb. 28)
Cladocarpus sigma Allman
Cladocarpus grandis Nutting

IV. A. 1) b) *Cladocarpus ventricosus* Allman (Abb. 29)
Cladocarpus obliquus Nutting
Cladocarpus septatus Nutting
B. 1) *Cladocarpus dolichotheca* Allman (Abb. 30)
2) a) *Thecocarpus* (Abb. 31, 32)
b) *Aglaophenia* (Abb. 33).

DIE BEZIEHUNG DER ACCESSORISCHEN SEXUALORGANE ZUR ALLGEMEINEN ORGANISATIONSHÖHE IHRER KORMOIDE IHR MORPHOLOGISCHER MANIFESTATIONSWERT

Die Ausgestaltung eines Sexualorganes spiegelt die allgemeine Organisationshöhe seines Kormoids; es bietet uns gleichsam ein

Mass für den Koordinations- und Integrationsgrad seines Kormoids (oder des ganzen Kormus).

Je komplexer und höher evoluiert eine Art morphologisch ist, desto komplexer sind die Sexualorgane.

Bei allen Plumulariiden gibt es den Evolutionstrend zur Delegierung der Sexualfunktionen an bestimmte Strukturen, also ihre Lokalisierung an bestimmte Orte im Kormus. Eine sehr frühe solche Delegierungsleistung ist die Ausbildung der Gonokormidien und deren Placierung (durch Lateral- oder Frontalsprossung) auf gewöhnlichen Kormidien. Später kann die Potenz zur Proliferation der Gonokormidien auf bestimmte Kormidien (z.B. nur die proximalsten einer Sprossachse) beschränkt werden. In Kormoiden, welche Rhachien besitzen, können oft nur die Rhachiskormidien (Rhachissegmente) oder sogar nur die Segmente bestimmter Rhachien (von Rami zweiter Ordnung z.B.) Gonophoren hervorbringen, in anderen Fällen ist die Potenz zur Gonophorenproliferation auf gewisse dazu spezialisierte Kladien, die Gonokladien, delegiert, welche dann zu Metakladien umgebaut sein können und somit accessorische Sexualorgane sind.

Eine Form, die Metakladien hervorbringt, muss man als die wahrscheinlich höher evoluierte werten, als eine, welche diese Leistung nicht zeigt. Ebenso ist eine Form (Genus oder Spezies), die eine Pararhachis ausbildet, welche einen Teil oder gar die Gesamtheit der Potenzen zur Metakladienbildung auf sich konzentriert, eine Form also, die Corbulae oder Pseudocorbulae hat, höher evoluiert und ihr Kormoid integrierter (zentrierter) als eine, bei welcher diese Potenzen noch längs einer oder mehrerer Rhachien (Kaulus, echten Rami) verteilt sind.

Es sind hier die Parallelen * zu der pflanzlichen Blütenevolution auffällig (siehe Emberger 1951).

Bei vielen Genera und Species ist das Ausmass der Konzentration der Gonophoren auf dazu spezialisierte kormidiale Einzelkomplexe und der Grad der Kompliziertheit (die Komplexität und Integriertheit) eines solchen Komplexes (Organs) das einzige (sichtbare) Kriterium, das uns über die Organisationshöhe der Form oder Formengruppe (Species oder Genus) Aufschluss gibt, denn verschieden hoch evoluierte Formen sind steril in ihrem Grund-

* (oder darf man von Analogien reden?)

aufbau oft nicht zu unterscheiden, und erst die Sexualorgane (ihre Verteilung und Ausbildung) manifestieren die Evolutionshöhe. Auf diese Tatsache stützt sich auch die systematische Einordnung der Statopleinae: die Genera wurden nach Kriterien, welche die Sexualorgane liefern, aufgestellt; ein steriles Specimen kann oft nicht einem Genus zugeordnet werden. Leider wurde hier oft auf äussere Ähnlichkeiten zu sehr geschaut, sodass die Statopleinae-Systematik noch revisionsbedürftig bleibt.

Über die Funktion der accessorischen Sexualorgane

Hypothesen, welche die in dieser Arbeit als sekundäre Sexualorgane bezeichneten Strukturen, respektive Komplexe, funktionell deuten wollten, gab es des öfteren; sie sind bei Bedot 1922 und bei Leloup 1932 zuletzt zusammengestellt worden (siehe auch Kühn 1914). Ich glaube, dass alle diese Hypothesen Hypothesen bleiben, solange man ausser dem, was wir den morphologischen Manifestationswert genannt haben, keine Funktion auch nur mit geringer Wahrscheinlichkeit vermuten kann.

Dass das Manifestieren der Differenzierungshöhe durch einen Organismus — bei Kormen des erreichten Integrations — und Autonomiegrades eines kormalen Komplexes — an sich eine Funktion im Dienste dieses Organismus selbst sei, darf man nicht kritiklos annehmen, aber noch viel weniger soll man eine solche Hypothese von vorneherein ablehnen oder gar aus dogmatischen Gründen sie nicht in Betracht ziehen. Es sei hier Maurice Bedot zitiert, der vielleicht von allen Forschern, die sich mit *Plumulariiden* beschäftigt haben, am tiefsten und vorurteilslosesten in diese Probleme eingedrungen ist (Klammern u. Sperrungen von mir).

« En se basant sur l'étymologie du mot nématoclade, on a été entraîné à admettre que ces organes devaient servir à la défense. Mais, si on les compare à un hydroclade (Kladium) ordinaire, on voit qu'ils en diffèrent seulement par le fait de la disparition des hydrothèques et parfois même d'une partie des nématothèques. L'absence des hydranthes, et souvent aussi d'une partie des nématothèques, permet d'admettre qu'il existe un moins grand nombre de nématocystes dans un nématoclade que dans un hydroclade ordinaire. Or, on n'a jamais, jusqu'à présent, trouvé sur les nématoclades d'autres moyens de défense que les nématocystes.

Si l'on veut se débarasser de toute idée préconçue, il faut reconnaître que dans un très petit nombre de cas, soit seulement chez les colonies (Kormoide) de quelques *Aglaophenia*, les phylactocarpes sont disposés de façon à permettre de supposer qu'ils peuvent avoir une utilité pour la protection des gonanges. Mais pour les autres Plumulariides, on ne peut donner aucune raison qui autorise à les considérer comme des organes de défense.

L'apparition des métaclades étant en relation avec la période de reproduction des colonies (Kormus), on doit admettre que ces organes sont des caractères sexuels secondaires (accessorische Sexualorgane).

Quelle peut être la cause de leur formation ? Caullery 1913 a dit avec beaucoup de raison: « Gardons-nous, en cette matière, comme en beaucoup d'autres, d'un finalisme aussi séduisant que vain. Si beaucoup de caractères sexuels jouent un rôle accessoire plus ou moins précis dans la reproduction, il n'est pas nécessaire qu'il en soit de même pour tous et il ne faut pas imaginer que leur raison d'être soit la reproduction même ».

La sélection n'a certainement joué aucun rôle dans la transformation des hydroclades en métaclades. Ce phénomène est dû, probablement, aux conditions chimiques et aux modifications que subissent les substances élaborées par l'organisme au moment de la reproduction. Des recherches expérimentales pourront seul permettre de résoudre cette question. »

DIE KORMENBILDUNG ENTLANG STOLONALEN SPROSSACHSEN DIE STOLONALEN FRAKTIONEN DER KORMOGENESE

EINLEITUNG

Zuerst seien kurz die im Folgenden angewendeten Grundbegriffe abgegrenzt:

Wir nennen stolonale Kormenbildung jede Ausbildung stolonaler Sprossachsen und die ihnen entlang wirkenden proliferativen Potenzen, respektive ihr Ergebnis. Die Gesamtheit aller dabei beteiligten, auseinander direkt (ohne kormidiale Intervention) hervorgegangenen und in ständiger morphologisch-physiologischer Verbindung bleibenden stolonalen Strukturen sei Stolonsystem genannt. Als Stolonverband sei die Gesamtheit aller Stolone und der von solchen ausgehenden, also stolonogenen, anderen kormalen Strukturen bezeichnet, welche morpho-

logisch-physiologisch miteinander verbunden sind. Dieser Begriff ist praktisch immer (mit Ausnahme früher Kormoontogenese-stadien) dem Begriff Kormus gleichbedeutend.

PRIMÄRSTOLONE

Stolone sind primär die asexuellen Propagationsorgane autonomer Zoide (Autozoide) oder (bei Plumulariiden immer) kormidialer Komplexe, von welchen sie basal wegproliferieren (Basal-, Horizontalstolone), um ohne innere Richtung dem Substrat folgend ihrerseits weitere Zoide resp. kormidiale Komplexe hervorzubringen, von welchen wiederum Stolone gebildet werden können. Solche Kormen sind nichtintegrierte Komplexe autonomer Strukturen, wobei die Stolone selbst zwar nicht autonom sind, aber für die ihnen übergeordneten, autonomen Strukturen jede Wichtigkeit verlieren, wenn ihre Aufgabe erfüllt ist. Nach erfolgter Propagation werden sie oft auch tatsächlich resorbiert oder sterben ab.

ECHTE STOLONALE SPROSSACHSEN

Im Laufe der Kormophylogenese und der Kormoontogenese verschiebt sich die Bedeutung der Stolone beträchtlich. Die Stolone werden den anderen Strukturen als Kormusorgane mehr und mehr gleichwertig und schliesslich sogar überwertig. Ein erster Schritt in dieser Evolution ist die Ausbildung einer vorauswachsenden (terminalen) stolonalen Vegetationsspitze. Es bringt also nunmehr das Stolon die zoidalen oder kormidialen Strukturen subterminal hervor und nicht mehr die bereits funktionsfähigen autonomen Zoide oder Kormidialstrukturen das Stolon. (Wobei natürlich im Laufe jeder Kormoontogenese ein Frühstadium vorhanden sein muss, wo ein schon ausgebildetes, sexuell entstandenes Zoid oder Kormidium ein Stolon hervorbringt).

Die Bildung einer echten stolonalen Sprossachse (also eines terminalen stolonalen Vegetationspunktes) ist ein wichtiger Schritt zur Integrierung des ganzen Stolonverbands oder grösserer Komplexe, indem das Stolonsystem mindestens in seinen jeweils terminalen (peripheren) Abschnitten eine physiologische Einheit darstellen muss, denn mehrere in Bildung begriffene zoidale oder

kormidiale Strukturen (im Stolonsystem distal gelegen) sind auf die älteren (im Stolonsystem zentraler, proximaler gelegenen), bereits funktionsreifen (z.B. fressenden) Strukturen und damit auf die stolonale Verbindung angewiesen. Die Stolone übernehmen gleichsam die „Bauleitung" im Kormus (Stolonverband).

Für unsere Betrachtung können wir mit solchen echten Stolonsystemen (mit schon realisierter echter stolonaler Sprossachse) beginnen. Denn es ist keine Plumulariide bekannt, die Stolone ohne vorauswachsende Vegetationsspitze hätte, es gibt also keine plumulariiden Stolonverbände, die lediglich völlig unintegrierte Komplexe autonomer kormidialer Strukturen wären, sondern es sind auch an den einfachsten Beispielen schon integrative Leistungen in der stolonalen Kormenbildung verwirklicht.

DIE STOLONSYSTEME

Man darf annehmen, dass für die *Plumulariiden* der primäre ursprüngliche Zustand repräsentiert wird durch sich regellos verzweigende, kreuz und quer überwachsende, zweidimensional, horizontal (auf Substratebene bezogen) ausbreitende Stolonsysteme, welche in unregelmässigen Abständen unter sich physiologisch gleichwertige kormidiale Komplexe (monosyphone Kormoide) hervorbringen.

Phylogenetisch früh entwickelten sich auch vertikale Stolonsysteme.

Die hier mit horizontal, bezw. vertikal bezeichneten Wachstumsrichtungen der Stolone sind auf die Substratebene bezogen; dabei bedeutet horizontal, dem Substrat entlang wachsend, ihm folgend; — vertikal, vom Substrat wegwachsend. Die vertikalen Stolone sind von den horizontalen phylogenetisch und onotogenetisch abgeleitete, sekundäre Strukturen.

Die vertikalen Stolone entstehen in der Weise, dass Stolone entweder aneinander (sich gleichsam gegenseitig als Substrat benutzend) oder einer schon gebildeten kormidialen Sprossachse entlang in die Vertikale wachsen. Es entstehen so polysiphone Kormoide.

Die stolonale Kormenbildung teilt sich somit in zwei Fraktionen. Die horizontale stolonale Fraktion behält in den

meisten Fällen fast ausschliesslich die Funktion zur asexuellen Propagation bei, zeigt also nur schwach die Tendenz zu Integrationsleistungen und führt fast immer zu wenig integrierten Kormen. Die vertikale stolonale Kormenbildungspotenz führt zu polysiphonen Kormoiden von steigender Komplexität und zeigt starke integrierende und spezialisierende (differenzierende) Leistungen. Die beiden Fraktionen wirken gleichzeitig und relativ unabhängig (auch genetisch) voneinander, indem in der horizontalen Fraktion die asexuelle Propagation der in der vertikalen Fraktion gebildeten polysiphonen Kormoide sich abspielt.

Wir müssen hier einige ganz allgemeine Begriffe für die *Plumulariiden*tektonik (vielleicht für die kormale Tektonik überhaupt) neu einführen oder genauer definieren, um die Verhältnisse in Stolonsystemen (horizontalen und vertikalen) respektive in Stolonverbänden beschreiben und diskutieren zu können. Die alten Begriffe werden belassen, wo es irgendwie angängig ist und sie nicht missverständlich sind.

Wir müssen zuerst eine klare terminologische Unterscheidung zwischen dem Gesamtkormus und den einzelnen, jeweils einen Stamm besitzenden, vertikalen Komplexen machen. Wir müssen also ein Wort einführen, womit wir diese Einzelkomplexe bezeichnen. Wir nennen eine mittels eines vertikalen Stammes vom Basalstolonen oder vom Substrat abgehende kormale Einheit Kormoid, gleichgültig ob ein solches Gebilde rein kormidial aufgebaut ist oder gemischt kormidial-stolonal, gleichgültig also, ob es einen polysiphonen (stolonal-kormidial kombinierten oder rein stolonal zusammengestzten) Stamm besitzt oder einen monosiphonen, gleichgültig auch, ob dieser Stamm ramifiziert ist oder nicht.

Dieser Begriff umfasst also so verschiedene Komplexe wie ein direkt vom Basalstolon abgehendes Primärmonopodium, als auch ein komplexes Gebilde, das sich aus einem hochintegrierten polysiphonen Stamm mit komplizierten Ramificationen aufbaut.

Ein Stolonverband kann aus vielen einzelnen, mehr oder weniger autonomen, mono- oder polysiphonen Kormoiden (und den verbindenden Basalstolonen) zusammengestzt sein, oder alle Strukturen des Stolonverbandes sind zu einem einzigen Kormoid integriert, in welchem Fall die Begriffe Kormus und Kormoid gleichbedeutend werden. Kormus bezeichnet immer den ganzen

Stolonverband, also die Gesamtheit aller zusammenhängenden Strukturen, Kormoid den kormalen Komplex, der jeweils aus einem vertikalen Stamm und allen darauf sitzenden oder davon abzweigenden Strukturen besteht, ungeachtet, wie dieser Stamm gebildet ist und wie die übrigen Strukturen angeordnet sind.

Für die Hauptachse (Stamm) der polysiphonen Kormoide setzen wir den Begriff Stelechos. Der Stelechos geht immer vom Substrat oder Basalstolon aus.

Monosiphone rein kormidial aufgebaute Stämme heissen Kauli. Man darf also nunmehr einen stolonal polysiphon aufgebauten Stamm nicht mehr als Kaulus bezeichnen. Vom Stelechos abgehende Sprossachsen nennen wir Rami (ausser den Kladien, den Pararami und den Apicalstolonen). Der Ramus kann mono- oder polysiphon, kormidial, stolonal oder kormidial-stolonal kombiniert aufgebaut sein. Er kann von stolonalen oder von kormidialen (z.B. Rhachis) Einzeltuben eines polysiphonen Stelechos seinen Ursprung nehmen oder er kann einfach das Ergebnis einer Richtungsänderung einzelner oder mehrerer Tuben des Stelechos sein. Von einer Rhachis oder von einer Diplo- oder Polyrhachis abgehende Primärmonopodien nennen wir auch in polysiphonen Kormoiden Kladien. Wenn Rami sich weiter verästeln, bezeichnen wir die so entstandenen weiteren Rami als Rami zweiter, dritter, usw. Ordnung (sekundäre, tertiäre usw.). Kormoid, Stelechos und Ramus sind also Sammelbegriffe und sagen nichts über den inneren Aufbau, die Homologie und morpholgische Wertigkeit der damit bezeichneten Gebilde aus; die so bezeichneten Komplexe müssen für Art- und Genusbeschreibung in systematischen Arbeiten jeweils weiter analysiert und auf ihren Aufbau hin untersucht und dann beschrieben werden.

DIE INTEGRATION DER STOLONSYSTEME

Durch zunehmende koordinative und spezialisierende (d.h. integrierende und differenzierende) Leistungen entwickeln sich im Laufe der Kormophylogenese aus primitiven horizontalen und vertikalen oder kombiniert horizontal-vertikalen Stolonsystemen komplexere und integriertere.

Das schrittweise Übergehen der Autonomie von niederen kormidialen oder kombiniert kormidial-stolonalen kormalen Einheiten (Komplexen) an den ganzen Stolonverband oder höhere kombiniert kormidial-stolonale Komplexe (kormale Einheiten) manifestiert sich folgendermassen morphologisch:

1. Ausbildung von Verzweigungsregeln am Stolon, d.h. die Wachstumsrichtung der Stolone und ihre Anzahl wird mehr und mehr festgelegt.
2. Koordination der Anordnung der niederen kormalen Einheiten, (z.B. monosiphoner Kormoide oder stolonogener monosiphoner Rami) wie Parallelstellung und Einhaltung bestimmter Abstände zwischen den einzelnen stolonogenen kormidialen Komplexen sowohl in den vertikalen wie in den horizontalen Fraktionen der stolonalen Kormenbildung.
3. Spezialisierung der stolonogenen kormidialen Komplexe, Delegierung bestimmter Funktionen, resp. der dazu nötigen Organe, an einzelne solche Komplexe. Praktisch handelt es sich dabei immer um primäre und accessorische Sexualorgane, welche also nurmehr auf einigen, den fertilen stolonogenen kormidialen Komplexen gebildet werden. Wir können also Fertilitätsquotienten der Stolonsysteme (eine Fertilitätsdichte) bestimmen. In hoch integrierten Stolonverbänden kommt es sogar zu richtigen Verteilungsmustern der zu Sexualorganen umgebauten stolonogenen kormidialen Komplexe im Stolonsystem.
4. Die Verschmelzung von Stolonen. Es werden z.B. bei horizontalen Stolonsystemen „Stolonplatten" gebildet und der Stolonverband erhält einen „büscheligen" Habitus (z.B. *Plumularia virginiae* Nutting; Coll. München, det. Stechow). In den vertikalen Teilen von Stolonsystemen werden die einzelnen Stolone völlig in den polysiphonen Stamm oder die Äste integriert, und verschmelzen teilweise (vgl. p. 960).
5. Als letzter und höchster Ausdruck für die Integration und die Autonomie eines Stolonverbandes oder einzelner Teile davon hat die Ausbildung von Organen des ganzen Stolonverbandes oder einzelner polysiphoner Kormoide zu gelten, von Organen also, die eindeutig im Dienste eines ganzen autonomen Kom-

plexes — Kormus oder Kormoids — und nicht mehr einzelnel Komponenten desselben stehen. Als markantestes Beispiel eines solchen Organes eines horizontalen Stolonverbandes stehe die apical-stolonale Hakenstruktur von *Aglaophenia harpago* mihi, welche als asexuelles Propagationsorgan direkt den Grundriss des Stolonsystems anlegt. Vertikale Stolonverbände (bzw. polysiphone Kormoide) sind allgemein integrierte rals horizontale (vgl. p. 948) und bieten deshalb mehr Beispiele für „Komplexorgane", wie zu Haftwurzeln des polysiphonen Stammes (Stelechos) umgebauten Stolone (Rhizostolone) oder solche, die nur noch den Stelechos oder die Rami verstärken aber keine multiplikativen Aufgaben mehr haben (also weder direkt noch indirekt Träger kormidialer Strukturen werden).

DIE STOLONALEN SPEZIALORGANE

Stolonale Spezialorgane mit multiplikativer Funktion

Die Apicalstolone

Viele (vielleicht alle) kormidialen Monopodien (Primärmonopodien, Rhachis, Diplo- und Polyrhachis) haben die Potenz, ihr Wachstum als Stolone fortzusetzen, d.h. es werden distal keine Segmente mit Kormidien mehr gebildet, sondern Stolone (vgl. p. 904). Ob auch Sprossachsen, welche sympodial aufgebaut sind (Pseudorhachis, sympodiale Pararami) diese Potenz haben, ist mir nicht bekannt, weil ich nie solche Arten in Kulturen gehalten habe.

Diese Apicalstolone sind asexuelle Propagationsorgane, welche vor allem für Plumulariiden auf beweglichen Substraten (Epizooen, Epiphyten, Treibgutbewohner) wichtig sind. Es werden oft sehr komplizierte Fortpflanzungsmechanismen realisiert, wobei auch andere Strukturen wie Prosegmente (Vorsegmente) kormidialer Achsen zu speziellen, im Dienste dieser Fortpflanzung stehenden Organen modifiziert sind, wie z.B. die schrägen Vorsegmente vieler Statopleinen präformierte Bruchstellen sind. Auch das Apicalstolon selbst kann morphologisch hoch spezialisiert und dem Substrat, auf dem es sich propagieren soll, adäquat angepasst sein. So hat z.B. das Apicalstolon von *Aglaophenia harpago* mihi eine streng festgelegte Hakenform mit einer lichten Weite, die der

Blattdicke der *Zostera* oder *Posidonia* entspricht; *Aglaophenia harpago* ist völlig an diese Pflanzen als Substrate gebunden. Andere

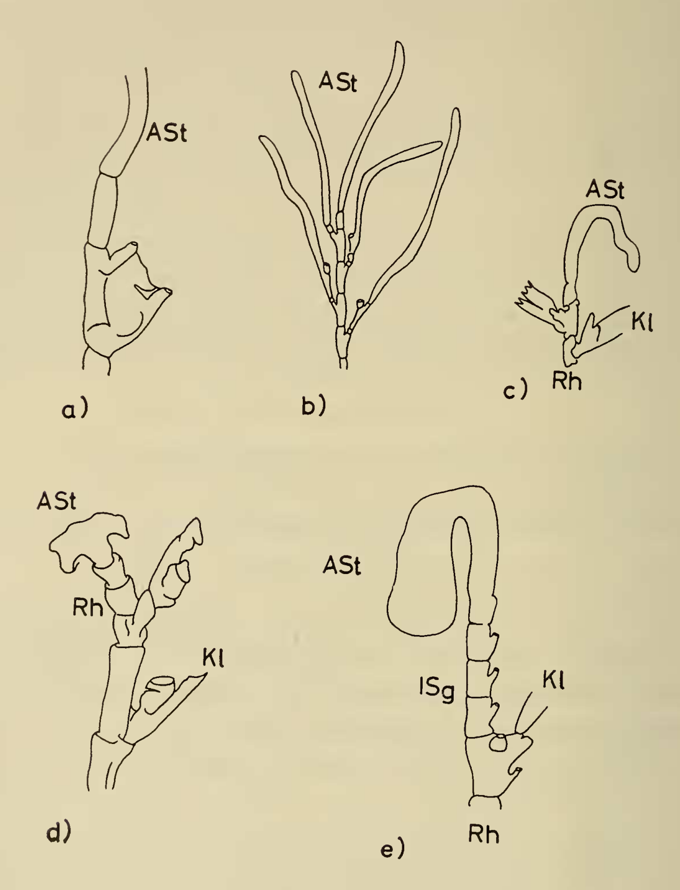


Abb. 34.

unspezialisierte Apicalstolone: a) auf Primärmonopodium: *Lytocarpus philippinus* (Kchp) (nach Vannucci 1946); b) auf Kladien und Rhachis: *Plumularia halecioides* Alder (nach Billard); c) auf Rhachis: *Aglaophenia late-carinata* Allman (nach Vannucci 1946).
spezialisierte: d) *Kirchenpaueria mirabilis* (Allman) forma *robusta* Stechow (nach Vannucci); e) *Aglaophenia harpago* v. Schenck (siehe Text p. 951).

Apicalstolone haben die Form von Haftscheiben, Ranken, Ankern usw. (Abb. 34).

Solche Apicalstolone bringen je nach Integrationshöhe (Evolutionshöhe) der betreffenden Form (stolonogene) kormidiale Kom-

plexe (monosiphone Kormoide) niederer oder höherer Ordnung hervor, oder sie legen direkt Stolonsysteme, respektive deren Verzweigungsmuster an und sind dann Reproduktionsorgane des ganzen Stolonverbandes, der damit seine morphologische Autonomie manifestiert.

Die Propagation durch Apicalstolone mit Lostrennung des neuen Stolonverbands vom alten an einer präformierten Bruchstelle muss man als Fortpflanzung werten; die gleichzeitige Propagation durch Basalstolone kann je nach Autonomie des Stolonverbandes als Wachstums innerhalb dieses Verbandes oder als Fortpflanzung der den Stolonverband bildenden, mehr oder weniger autonomen, Einzelkomplexe (Kormoide) angesehen werden (vgl. p. 898

Stolonale Spezialorgane ohne multiplicative Funktion

Im Zuge der Höherintegrierung kormaler Komplexe kommt es zur Bildung von Spezialorganen, indem einzelne Strukturen ursprüngliche Funktionen verlieren. Bei Stolonen kann dies zum teilweisen oder gänzlichen Verlust der multiplikativen Potenzen führen. So haben schon auf ganz frühen Evolutionsstufen die Basalstolone (Horizontalstolone) vieler *Plumulariiden* die Potenz zum direkten Hervorbringen von Zoiden verloren.

Bei der Ausbildung polysiphoner Sprossachsen verlieren einige oder alle vertikalen Stolone die Potenz zum Hervorbringen kormidialer Strukturen oder sogar die Potenz, sich zu verzweigen, und dienen lediglich zum Aufbau und zur Verstärkung der polysiphonen Sprossachse (und erlauben so dem ganzen Kormoid eine Vervielfachung der räumlichen Ausdehnung gegenüber einfacheren Formen). Auf diese Tatsachen wird im Kapitel über die polysiphonen Kormoide noch näher eingegangen werden.

Auch Apicalstolone können an polysiphonen Sprossachsen mitwirken, indem z.B. primärmonopodiale, kormidiale Nebensprossachsen (Kladien, Parakladien) Apicalstolone bilden, welche der kormidialen Hauptsprossachse (es handelt sich dabei immer um Polyrhachien mit Wirtelbildung) entlangwachsen (es werden natürlich nur sich an Polyrhachien proximal-befindliche Kladien solche Siphone bilden). Es gibt Vertikalstolone, welche alle Potenzen bewahrt haben, solche, die nur noch weitere Stolone hervor-

bringen (also sich verzweigen) können, und solche, welche überhaupt nur noch eine Verstärkerfunktion erfüllen.

Eine weitere Spezialisierung, welche Stolone betrifft und ebenfalls an polysiphonen Kormoiden auftritt, ist die Ausbildung von Rhizostolonen. Das sind Strukturen, die den Stelechos eines Kormoids (der in einzelnen Fällen über Meterhöhe erreichen kann) im oder am Substrat zu verankern haben. Diese Rhizostolone können sich von Horizontalstolonen (Basalstolonen) oder von Vertikalstolonen abzweigen oder als Apicalstolone der proximalsten Kladien ihren Anfang nehmen. Sie können sich vielfach verzweigen, miteinander verschmelzen und bilden oft ansehnliche „Wurzelballen".

Bei *Aglaophenia parasitica* Warren bekommen die Horizontalstolone zusätzlich zur multiplicativen und Haltefunktion die Aufgabe, Nährstoffe aus der Substratpflanze zu ziehen.

DIE POLYSIPHONEN KORMUSKOMPLEXE DIE VERTIKALEN STOLONSYSTEME

EINLEITUNG

Wir betrachten nun die verschiedenen Möglichkeiten, nach denen polysiphone Komplexe gebildet werden, und einige ausgesuchte Beispiele von polysiphonen, vertikalen Stolonkomplexen.

Statt langer Beschreibungen werden im Folgenden stark schematisierte Skizzen von Stelechi resp. polysiphonen Rami und deren Ramifikationen gezeigt in der Reihenfolge steigender Komplexität; die kormidialen Details (Kormidien, Zoide, Segmente kormidialer Achsen usw.) werden dabei nicht berücksichtigt. Dabei wird für die Symbolisierung stolonaler Strukturen ein schwarzer für diejenigen der Rhachien ein roter, der primären Monopodien ein grüner Strich verwendet (Taf. V).

Es sei hier noch angemerkt, dass es mir bei einigen Arten nicht gelungen ist, die morphologische Wertigkeit der Polysiphonie abzuklären. Es handelt sich dabei um Formen, wo die accessorischen Stelechos- oder Ramustuben (welche keine kormidialen Achsen hervorbringen, sondern nur zur Verstärkung dienen) Nematotheken tragen, aber unsegmentiert sind, also als eine Art Zwischenform

zwischen stolonalen und kormidialen Sprossachsen erscheinen so z.B. bei *Aglaophenia plumifera* Kchp. (Coll. München, det. Stechow). Auch viele Thecocarpusarten weisen solche accessorischen Tubi mit Nth. [1] auf, hier kommt noch eine sehr seltsame, schräge Segmentation dazu, welche alle Tubi des Stelechos umfasst, die abzuklären mir ebenfalls nicht gelang. Um zu Aussagen über diese Strukturen zu kommen, sind ausführliche kormoontogenetische Untersuchungen nötig (vgl. auch dieselbe Seite unten).

DIE MÖGLICHKEITEN ZUR BILDUNG VON POLYSIPHONEN SPROSSACHSEN

Rein stolonale polysiphone Sprossachsen

Wenn mehrere Stolone aneinander in die Vertikale wachsen, entsteht eine polysiphone Sprossachse. Eine solche Sprossachse wird zum Träger kormidialer Strukturen, indem entweder jeder Stolontubus in Verlängerung seiner eigenen Achse eine kormidiale Sprossachse hervorbringt oder indem die kormidialen Sprossachsen (wie bei Horizontalstolonen) seitlich wegproliferieren.

Beispiele: Genus *Corhiza* Millard (Taf. V*a*).
Thecocaulus valdiviae Stechow (Taf. V*b*).

Rein kormidiale polysiphone Sprossachsen

Theoretisch besteht die Möglichkeit, dass kormidiale Sprossachsen zusammengefasst werden; ob diese Möglichkeit je realisiert wurde, können wir nicht sagen, vielleicht sind aber diejenigen polysiphonen Stämme und Rami, bei denen die accessorischen Tubi mit Nth. [1] besetzt sind, auf diese Weise interpretierbar.

Die Potenz zur Kladien- resp. Ramusbildung wäre dann an einen Haupttubus (Hauptrhachis) delegiert werden und die accessorischen Tubi hätten diese Potenz eingebüsst und wären so nurmehr Verstärker des Haupttubus, dem Kormoid so ein viel höheres Wachstum erlaubend.

---

[1] Ob diese sog. Nematotheken wirklich Nth sind, wird hier nicht entschieden.

Kormidial-stolonal kombinierte polysiphone Sprossachsen

Wenn eines oder mehrere Stolone einer komidialen Sprossachse (praktisch handelt es sich dabei immer um eine Rhachis oder Polyrhachis, von Stolonen begleitete Primärmonopodien sind nicht bekannt) folgen, entstehen kormidial-stolonal kombinierte Sprossachsen; nach diesem Prinzip sind die meisten polysiphonen Kormoide aufgebaut (Taf. V *c*, *d*, *e*).

Es gibt Formen, wo so gebildete, unramifizierte Kormoide der Endzustand (Maximalausgestaltung) sind; der Stelechos solcher Kormoide besteht aus einem kormidialen, segmentierten Haupttubus (Rhachis, Polyrhachis), der Kladien hervorbringt und der von stolonalen unsegmentierten accessorischen Tuben begleitet ist, die keine multiplikative Potenz haben, sondern lediglich eine Verstärkerfunktion erfüllen.

DIE VERZWEIGUNGEN (RAMIFICATIONEN) POLYSIPHONER SPROSSACHSEN

Die unechte Ramification rein stolonaler polysiphoner Sprossachsen — Die Pseudoramification

Von Pseudoramification reden wir, wenn eine polysiphone Achse bildende stolonale Tuben sich trennen, indem sie in verschiedene Richtungen weiterwachsen und die ursprüngliche Achse sich so in (unter sich morphologisch gleichwertige) sekundäre Achsen gabelt (Taf. V *a*, *b*).

Eine derart entstandene Achse nennen wir Pseudoramus.

Die stolonogene Ramification polysiphoner Sprossachsen

Wenn stolonale Tuben einer kombiniert kormidial-stolonalen polysiphonen Sprossachse ihre Multiplikationspotenz bewahren und ihrerseits seitlich Kormidialsprossachsen hervorbringen, nennen wir den Vorgang stolonogene Ramification (der Vorgang ist der Proliferation von monosiphonen Kormoiden aus Horizontal-

stolonen durchaus homolog). Die so gebildeten kormidialen Sprossachsen können ihrerseits wiederum von Stolonen begleitet sein, welche ebenfalls ihre multiplikative Potenz bewahrt haben, sodass der Ramifikationsvorgang mehrmals wiederholt wird und Rami xter Ordnung entstehen.

Diese Ramificationsart ist insofern nicht eine einheitliche, als durch die eben gegebene Definition nur die Herkunft des kormidialen Tubus (Rhachis, Polyrachis) bestimmt ist; die stolonalen Tuben, welche den kormidialen Tubus begleiten, können ganz verschiedener Herkunft sein. Die Möglichkeiten seien lediglich skizziert (stark schematisiert) (Taf. V *c*).

Die kormidiale Ramification polysiphoner Sprossachsen

Die für monosiphone Kormoide beschriebenen kormidialen Ramusbildungen nach dem lateralen und dem frontalen Modus kommen auch in polysiphonen Kormoiden zur Anwendung. Das Prinzip solcher Ramusbildungen sei kurz repetiert: einzelne von einer Rhachis ausgehende Kladien wandeln sich nach distal ihrerseits in eine Rhachis um, welche Kladien hervorbringt (wir nennen den primärmonopodialen proximalen Teil eines solchen Ramus Pedunculum). Es kann auch eine Ramusrhachis direkt von einer übergeordneten Rhachis ausgehen, wobei sie ein Kladium ersetzt oder sämtliche Segmente einer Rhachis bringen nurmehr Rhachien und keine Kladien mehr hervor.

In polysiphonen Komplexen verteilen sich die die alte (übergeordnete) Rhachis begleitenden stolonalen Tuben entweder, indem ein Teil der alten, ein Teil der neuen Rhachis folgt, oder sie verzweigen sich einzeln, indem von Stolontuben, die die alte Sprossachse begleiten, Sekundärstolone wegproliferieren, oder die neue Rhachis bleibt unbegleitet, der Ramus ist also monosiphon. Wir geben auch hier lediglich Schemaskizzen zur Illustration der Möglichkeiten (Taf. V *d*).

Bei diesem Verzweigungstyp haben also die Vertikalstolone keine Potenz zum Hervorbringen von Kormidialstrukturen, sondern sie bringen allenfalls weitere Stolone hervor; es sei hier aber festgestellt, dass der stolonogene und kormidiale Ramifikationstyp bei ein und derselben Art miteinander verwirklicht sein können.

Die Stolonal-dichotome Ramification polysiphoner Sprossachsen

Dieser Ramificationsmodus ist nur in einem hoch differenzierten Beispiel bekannt: in der Münchner Sammlung befindet sich eine von Stechow (wohl zu Unrecht) als *Halicornaria expansa* Jäderholm bestimmte *Statopleinen* art. Sie ist folgendermassen aufgebaut.

Eine Rhachis ist von einer ungeraden Anzahl Vertikalstolonen begleitet, eines dieser Stolone gabelt sich in einem bestimmten Winkel in zwei Sprossachsen; je die Hälfte aller anderen Stolone folgen diesen neuen Achsen, die Rhachis wächst monosiphon (ohne Begleitstolone!) noch ein Stück weiter und stellt dann ihr Wachstum ein. Die beiden aus der Dichotomie entstandenen Stolone wandeln sich je in eine Rhachis um, und der Vorgang wiederholt sich: eines der Begleitstolone gabelt sich, die restlichen Begleitstolone verteilen sich hälftig auf die beiden so entstandenen Achsen, die alte Rhachis wächst ein kurzes Stück monosiphon weiter, während sich die die beiden neuen Sprossachsen anführenden Stolone ihrerseits in Rhachien verwandeln, also kormidial werden. Diese Verzweigung wiederholt sich einigemale (Taf. V *e*).

DIE INTEGRATIVEN LEISTUNGEN IN POLYSIPHONEN KORMOIDEN

Die Integrationshöhe einer Form manifestiert sich auch bei polysiphonen Kormoiden morphologisch. Neue, grössere Komplexe umfassende Symmetrien werden ausgebildet, es kommt zur Spezialisierung einzelner Strukturen oder Komplexe zu Organen im Dienste des ganzen Kormoids, welche an bestimmte Orte gebunden sind.

Das Anlegen von Ramificationsmustern

Mit steigender Integrationshöhe einer Form werden die sich im Kormoid abspielenden Ramificationen (welchen Typs auch immer) geregelter, festgelegter.

Die Ramifikation manifestiert ihre Zugehörigkeit zu einem allgemeinen Muster durch zunehmende Konstanz folgender Einzelkriterien:

1. Des Winkels zwischen Stelechos und Rami und zwischen Rami niederer und höherer Ordnung, also des Aufrisswinkels.
2. Der Ordnung der Rami im Raum, z.B. Ausbildung von Spiralen, von „Ramusebenen", Zoidflächen, etc., also der Grundrisswinkel.
3. Der Folge der Rami untereinander, z.B. Links-rechts-Alternation der Rami, Gegenständigkeit, etc.
4. Der Ramusabstände.

Die Ausbildung von Umrissmustern des Kormoids

Hochintegrierte Kormoide gelangen zu immer vollkommeneren, das ganze Kormoid umfassenden Symmetrien, welche einerseits (wie oben gezeigt) durch mehr und mehr festgelegte Ramifikationsmuster, andrerseits durch die Ausbildung eines bestimmten „Umrisses" des Kormoids mit einer geometrisch festgelegten art- und alters *-typischen Umrisslinie entstehen.

Die Umrisslinie resultiert daraus, dass die Länge eines Ramus durch seine Lage im Kormoid und damit durch sein sogenanntes topologisches Alter * bestimmt ist, und sich die verschieden langen Rami im Kormoid (eines bestimmten komplexen Alters) * in für dieses ebenfalls art- und alters *-typischer Weise folgen.

Experimentell-morphogenetische Untersuchungen müssen einsetzen, um das Entstehen der Umrisslinie physiologisch zu erklären. Sie dürfte eine Resultante der sich gegenseitig inhibierenden Restautonomien der verschiedenen Sprossachsen bestimmter topologischer Alter * sein.

Die Ausbildung von Verteilungsmustern der Sexualorgane

In hochorganisierten polysiphonen Kormoiden werden die Sexualorgane (wie Corbulae, Pseudocorbulae usw.) in arttypischer Weise placiert. Auf die Bildung und Homologie der Sexualorgane

---

* Einführung der in Kormen vorkommenden Alterskategorien siehe p. 972/3.

selbst wurde in einem früheren Kapitel eingegangen (pp. 932 ff.); hier wird nur ihre Verteilung im Kormoid diskutiert.

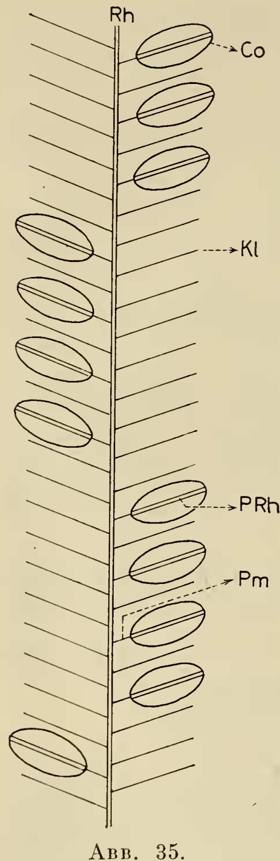


ABB. 35.
Verteilungsmuster von Sexualorganen (Corbulae) im Kormoid (monosiphones Kormoid) *Aglaophenia latirostris* Nutting (Coll. München, det. STECHOW).

Die Verteilung der Sexualorgane wird mit steigender Integrationshöhe mehr festgelegt, erhält schliesslich den Wert eines festen Musters. Dem evolutiven Trend zur Delegierung der Sexualität wird dabei noch weiter entsprochen. Es werden z.B. in regelmässiger Linksrechtsalternation jeweils in festgelegten Abständen untereinander in bestimmten Regionen des Kormoids stolonogen abzweigende Corbulae gebildet.

Eine solche Corbula sitzt also wie ein echter stolonogener Ramus direkt auf einem Stolon, ist also einem monosiphonen Kormoid in einem horizontalen Stolonsystem homolog; hier ist gleichsam ein auf einer früheren Evolutionsstufe autonomes Gebilde (monosiphones Kormoid mit Rhachis als Kaulus) zu einem Organ (Corbula mit Gonorhachis als Pararamus) in einem Autonomon höherer Ordnung (polysiphones Kormoid mit stolonogenen Ramifikationen) geworden. Bereits zeichnet sich auch schon die Tendenz zu noch höherer Integrierung daran ab, dass auch diese Corbulae bereits wieder musterweise an bestimmten Stellen des Kormoids zusammengefasst werden.

DIE VERSCHMELZUNG VON PRIMÄR GETRENNTEN STRUKTUREN ZU EINHEITLICHEN KORMOIDORGANEN

Bei hochintegrierten Sprossachsen verschmelzen die sie bildenden Einzelsiphone (Einzeltuben) miteinander, indem das Peri-

derm stellenweise autolysiert wird und die Ectodermschichten (in extremen Fällen vielleicht sogar die Entodermschichten benachbarter Siphone streckenweise ineinander aufgehen. Die höheren Grade der Integration dürften physiologisch von solchen strukturellen Anderungen abhängig sein.

KORMOGENETISCHE GESETZMÄSSIGKEITEN UND REGELN FÜR DIE PLUMULARIIDEN

EINLEITUNG

Es soll im Folgenden versucht werden, die im beschreibenden Teil dieser Arbeit geschilderten Strukturen und Phänomene in einem allgemeineren Zusammenhang zu betrachten und die Gesetzmässigkeiten ihres Auftretens, sowohl phylogenetisch wie ontogenetisch zu formulieren (dies auch mit dem Bestreben nach möglichen theoretischen Folgerungen über die *Plumulariiden* hinaus).

Die einzelnen Abschnitte werden sich inhaltlich überschneiden, denn die hier zu schaffenden Kategorien und darzustellenden Gesetzmässigkeiten sind ja nur Teilaspekte eines einzigen Grundphänomens — der Kormogenese. Um zum Verständnis dieses Grundphänomens zu gelangen, müssen wir es zuerst als ein Grundproblem erkennen und zu formulieren versuchen. Von einer solchen Formulierung sind wir noch weit entfernt, und wir sind vorläufig darauf angewiesen, die grundsätzliche und generelle Frage nach dem Wesen der Kormogenese in ihre Teilaspekte aufzugliedern. Das zentrale Problem müssen wir von möglichst verschiedenen Seiten her und mit wechselnden Argumenten anpeilen, um schrittweise vorerst Teilantworten zu finden.

Dadurch, dass wir die Einzelprobleme ausbreiten und in Beziehung setzen, gelangen wir zu präziseren Fragestellungen und damit zu einfacheren Versuchsanordnungen für Experimente, sodass diese Kapitel neben dem theoretischen Interesse, das sie bieten, auch als eine Art Auslegeordnung von Möglichkeiten zu Arbeitshypothesen für Experimente verstanden sein wollen.

DIE PRIMÄREN GESETZMÄSSIGKEITEN DER KORMENBILDUNG

Die ganze Familie der Plumulariiden steht auf Evolutionsstufen, wo die in diesem Kapitel zu nennenden primären Kormenbildungsgesetze gar nicht mehr sichtbar sind. Wir müssen aber annehmen, dass phylogenetische Vorläufer der Plumulariiden, auf die hypothetisch geschlossen wird, Evolutionsstufen durchlaufen haben, wo ihre kormale Organisation auf solchen primären Gesetzmässigkeiten beruhte.

Wenn wir (wie das allgemein geschieht) annehmen, dass an der phylogenetischen Basis von kormalen Tieren Solitärformen stehen, also die Bildung von Kormen als evolutiv sekundäre Phänomene zu werten sind, müssen wir für unsere Betrachtungen mit solchen (als Plumulariidenvorfahren) hypothetischen Solitärformen beginnen. Ein Specimen einer Solitärform muss ein autonomes Gebilde sein, welches alle vitalen Ansprüche und Funktionen selbst erfüllt. Wir nennen ein solches Gebilde Autozoid.

Solitäre Autozoide können sich asexuell durch Knospung (Proliferation) vermehren. Wenn sich nun die von einem Autozoid hervorgebrachten weiteren Zoide nicht mehr von jenem ablösen, sondern lebenslänglich verbunden bleiben und ihrerseits Zoide hervorbringen, welche auch in Verbindung bleiben, entsteht additiv ein vorerst unintegrierter Primärkormus.

Die Zoide eines nicht integrierten (unzentrierten) Primärkormus sind nicht mehr solitär, aber noch immer Autozoide, d.h. jedes ist in sich Träger aller Vitalpotenzen.

Ich möchte vorschlagen, den Vorgang des fortgesetzten Hervorbringens von miteinander in Verbindung bleibenden homomorphen und isopotenten, also nicht integrierter, kormaler Strukturen (wie Autozoide) oder kormaler Komplexe, kormale Multiplikation oder kormale Seriation zu nennen.

Ein nicht integrierter Primärkormus ist also die Gesamtheit von miteinander dauernd verbundenen Autozoiden (und der sie eventuell verbindenden Strukturen wie Stolonen). Die einzelnen Zoide sind wirklich autark in dem Sinn, dass man jederzeit ein Zoid aus dem Kormus lösen kann und es dabei voll lebensfähig bleibt und jederzeit mit der Kormenbildung beginnen kann. Ein

unintegrierter Primärkormus ist also voll regenerationsfähig; jedes seiner Zoide hat die Tendenz und das Bestreben, seinerseits einen Kormus zu bilden (Autozoid).

Die asexuelle Fortpflanzung von Solitärzoiden wie von kormalen Autozoiden ist ein nie endender Vorgang — nicht integrierte Kormen sind deshalb potentiell in ihrer Grösse nicht eingeschränkt und unsterblich. Die Grenzen, die ihrer Ausdehnung gesetzt sind, sind nur milieubedingt und nicht genetisch festgelegt (vgl. p. 971). Wir werden auf die Wachstums- und Alters- (Seneszenz-) probleme bei Kormen in einem eigenen Kapitel eingehen (pp. 971-74 ff.).

AUTONOMIEVERLAGERUNG UND FRAKTIONIERUNG IN DER KORMOGENESE

Die weitere Evolution eines kormalen Organismus beziehungsweise einer kormalen Seriation (Multiplikation) ist in zwei Richtungen denkbar:

1. Das Ausmass der kormalen Seriation wird spezifisch festgelegt, es kann also ein genetisch bestimmtes Maximum nicht überschreiten (vgl. pp. 921 ff. und pp. 958 ff.). Ausserdem wird die Organisation intensiviert, d.h. die seriierten Einzelelemente werden in einen übergeordneten Plan eingefügt (integriert). Diese Möglichkeit bezeichnet man als Individualisierung; den Vorgang der Unterordnung von primär autonomen Teilen in ein sekundär autonomes Ganzes möchte ich ganz allgemein als Autonomieverlagerung bezeichnen.

   Sichtbarer Ausdruck des Autonomieverlustes der Untereinheiten ist ihre Einordnung in ein allgemeines Wachstumsmuster; das Wachstum des Überkomplexes wird strikter festgelegt, es bilden sich bestimmte, hereditär determinierte Anordnungen (Symmetrien und Muster) der Einzelelemente oder Unterkomplexe aus. Beispiele von Primärkormen mit weit fortgeschrittener Autonomieverlagerung finden wir unter den *Siphonophoren*.

2. Die Kormenbildung extensiviert sich, indem sie sich teilt und zum Beispiel neuen Sprossachsen entlang wirksam wird (vgl. pp. 904 ff. und pp. 947 ff.).

Diesen Sachverhalt der Aufspaltung kormogenetischer Potenzen nenne ich Fraktionierung der Kormogenese, die daraus resultierenden Teilpotenzen Fraktionen der Kormogenese.

Wir reden von Fraktionierung der Kormogenese jedesmal dann, wenn eine neue Kategorie von Sprossachsen auftritt. Man gelangt zu diesem Begriff also auf vergleichend-tektonischem Weg; in der Kormoontogenese sind die Fraktionen oft etwas verwischt oder in der chronologischen Reihenfolge verändert.

Fraktionierung und Autonomieverlagerung können gleichzeitig den selben Organismus betreffen. Die beiden Prinzipien stehen in einer Art Wechselspiel, wobei die Betonung auf der einen oder andern Seite liegen kann. Aus diesem Wechselspiel entstehen Kormen immer höherer Ordnung. Die *Plumulariiden* bieten dafür wahrscheinlich das anschaulichste Studienmaterial: hier haben (je nach Art oder Gattung) bis etwa zehn mehr oder weniger wichtige Fraktionierungen und die entsprechende Anzahl mehr oder weniger weitgehender Autonomieverlagerungen zu Autonomiestufen (kormalen Einheiten) etwa zehnter Ordnung geführt.

Wegen der vielen Fraktionierungen einerseits und der Unvollständigkeit der Autonomieverlagerungen andererseits entstehen extrem extensiv geformte, pflanzenähnliche Gebilde. (Weil die Autonomieverlagerungen hier nie vollständig sind, kommt es nicht zu Komplexen, die man als Individuen bezeichnen könnte, und die Untereinheiten bewahren sich weitgehende Restautonomien.)

Die Integrierung eines kormalen Komplexes, also die Verlagerung der Autonomie von Untereinheiten an eine Übereinheit manifestiert sich gestaltlich. Denn sobald sich die Autonomie von einer kormalen Einheit an einen umfassenderen kormalen Komplex verlagert, dieser umfassende Komplex also zu einer neuen kormalen Einheit nächster Ordnung wird, wird diese neue Einheit sich als solche und somit als Autonomon erscheinungsmässig manifestieren. Je mehr die neue kormale Einheit integriert (also physiologisch koordiniert) ist, je mehr also die niederen kormalen Einheiten physiologisch voneinander abhängig sind und ihre frühere Autarkie und Autonomie an die höhere kormale Einheit abgegeben haben, desto besser erkennt man die neue kormale Einheit an einer ihr

eigenen Gestalt (Tektonik), welche durch Symmetrien und Muster typisiert ist, die im Laufe der Evolution erblich verankert worden sind. Jede kormale Einheit manifestiert also einen einmal erreichten (physiologischen und genetischen) Autarkiegrad direkt gestaltlich; wir können von Automanifestation, von Selbstdarstellung eines einmal autonomen Komplexes reden. Kormale Einheiten, die ihre Autonomie an eine höhere Einheit abgeben, büssen dadurch an „Automanifestation" nichts ein, im Gegenteil sie können in der weiteren Evolution noch mehr integriert und symmetrisiert werden. Den Verlust der Autonomie manifestieren sie aber dadurch, dass sie zu Elementen einer neuen Symmetrie werden, durch die sich das Autonomon nächster Ordnung manifestiert, sodass sofort gestaltlich offenbar wird, dass sie bloss mehr Organe (Teile) im neuen Autonomon sind.

Autonomieverlagerungen können sehr verschieden weit gehen, sind also unter sich ungleichwertig. So ist ein Kormidium der Plumulariiden ein hoch integriertes Gebilde, die Autonomieverlagerung Zooid Kormidium führt also sehr weit; dagegen bleiben zum Beispiel die Integrationsleistungen längs der Basalstolone meist unvollkommen und führen nur zu schwachen Autonomieverlagerungen.

Etwas Ähnliches gilt für die Fraktionierungen. Es gibt kapitale Fraktionierungen wie das erste Auftreten kormidialer Sprossachsen überhaupt oder wie die „Erfindungen" der lateralen Aufstockung auf kormidiale Sprossachsen oder der Vertikalstolone. Andererseits gibt es Fraktionierungen, welche eher Abwandlungen schon bestehender Prinzipien sind wie das jeweilige Auftreten von Rami immer höherer Ordnungen nach stets demselben Ramifikationstyp. Es gibt auch Fraktionierungen, wo nicht neue Kategorien von Sprossachsen abgezweigt werden, sondern bestehende ihre kormogenetische Potenz und somit ihre Wertigkeit ändern. Wir haben solche Phänomene kennen gelernt: die Kryptodichotomie und die intrapodiale Ramifikation.

Andere Fraktionierungen führen nicht über ein bestehendes Autonomon hinaus; sie werden also gleich von allem Anfang an integriert (man ist versucht zu sagen: kontrolliert) und führen zu Substrukturen oder Komplexorganen (Pararami, Parakladien; Rhizostolone, accessorische Stolone polysiphoner Sprossachsen) (vgl. pp. 928-44 und pp. 953/4).

Autonomieverlagerungen und Fraktionierungen finden sowohl in der Kormophylogenese wie in der Kormoontogenese statt. In der ontogenetischen Kormogenese werden proximal (aus der Planula) zuerst kormale Einheiten niederer Ordnung entstehen, die zu Beginn physiologisch autark sind, und erst allmählich, wenn sich der Kormus distalwärts ausdehnt, werden dort komplexere und weiter integrierte kormale Einheiten immer höherer Ordnung gebildet. Die Ontogenese wiederholt also gleichsam die in der Phylogenese einmal realisierten Fraktionierungen und Autonomieverlagerungen im Modell (Kormoontogenetischer Komplexitätsgradient vgl. p. 920/1).

Da die Autonomie während ontogenetischen und phylogenetischen Prozessen verlagert wird und damit — mit dynamischen Vorgängen korreliert — ihre Wertigkeit ändert, muss „Autonomie" als ein „gleitender" Begriff postuliert werden. Es ist denn auch oft eine Ermessensfrage, ob wir zum Beispiel einen Einzelkomplex oder schon eine Gruppe aus solchen Einzelkomplexen, die am Beginn der Evolution zum sich integrierenden Überkomplex stehen, also Autonomon bezeichnen wollen.

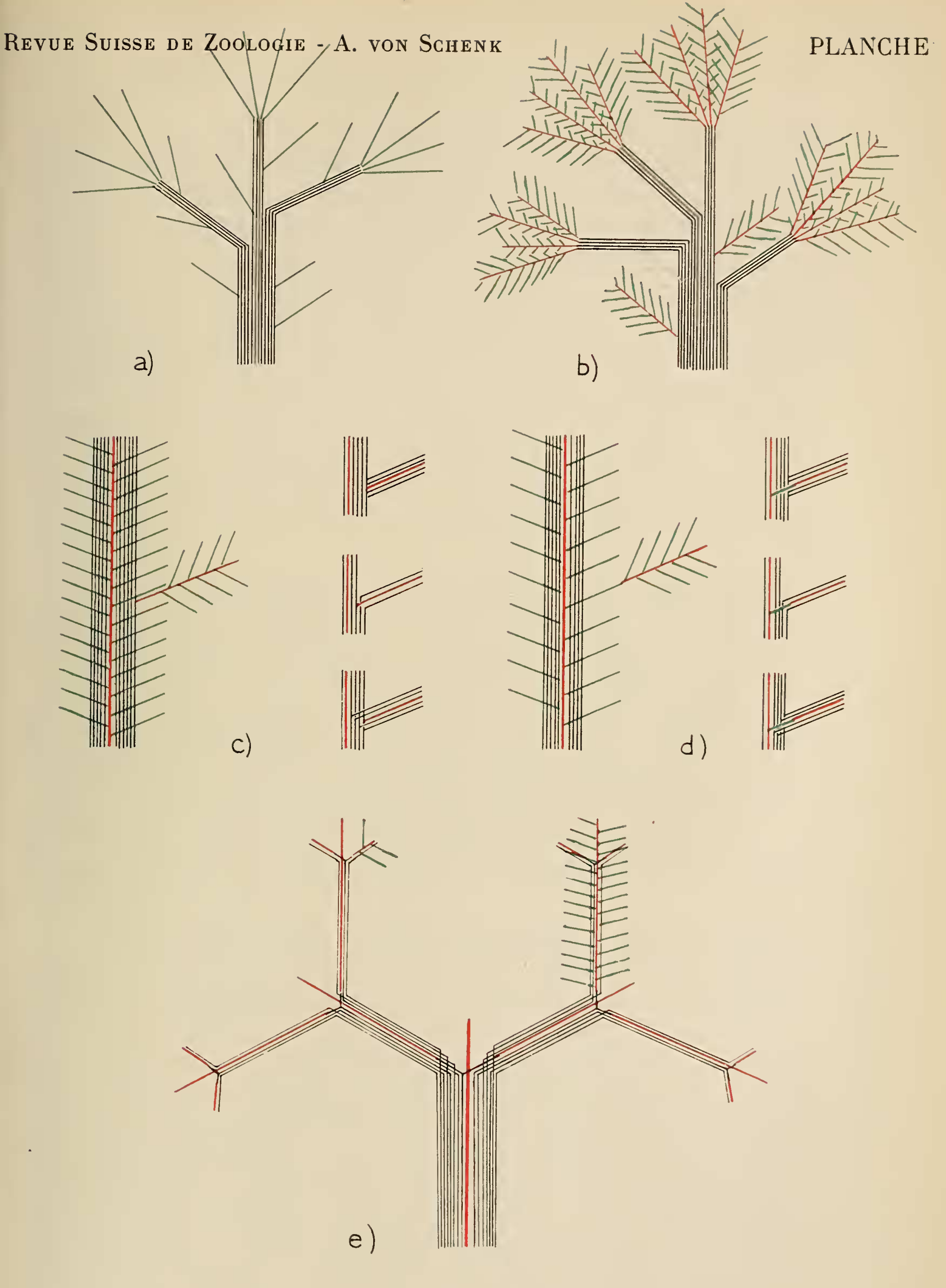
Wir können in der Kormenterminologie ein Autonomon als die oberste kormale Einheit definieren, die bereits eine durch art- und alterstypische Symmetrien und Muster charakterisierte morphologische Einheit darstellt. Der entsprechende physiologische Terminus wäre Autarkon. Ein Autonomon ist auch physiologisch selbständig (autark), in dem Sinne dass es Träger aller spezifischen Vitalpotenzen und Leistungen ist.

Ein einmal autonomer Komplex behält auch nach Verlagerung der „Hauptautonomie" an einen Überkomplex eine gewisse Restautonomie. (Wäre eine Autonomieverlagerung total, würde man einen solchen Organismus wohl nicht mehr als Kormus sondern als Individuum bezeichnen.)

Für Phänomene der Fraktionierung und Autonomieverlagerung prägte Haeckel den Ausdruck „Individualitätsstufen"; unser Ausdruck „Autonomiestufen" hat die selbe Bedeutung.

Analoge Gesetze der Autonomieverlagerung scheinen mir in der Evolution der Insektenstaaten und ganz allgemein in der Soziologie zu gelten.

* * *



Taf. V.

Ramificationstypen polysiphoner Sprossachsen.
a) und *b)* Pseudoramification rein stolonaler polysiphoner Sprossachsen;
c) stolonogene Ramificationen gemischt kormidial — stolonaler polysiphoner Sprossachsen;
d) kormidiale Ramificationen gemischt kormidial — stolonaler polysiphoner Sprossachsen;
e) stolonal — dichotome Ramification.
Schwarze Linien: Stolone; rote Linien: Rhachien; grüne Linien: Primärmonopodien.

Betrachten wir nun die *Plumulariiden* unter den Aspekten der fraktionierten Genese und der Autonomieverlagerungen. Es gibt zwei Gründe dafür, dass bei Plumulariiden die Verhältnisse vorerst besonders kompliziert und schwer analysierbar erscheinen. Erstens haben wir in dieser Gruppe zwei relativ unabhängig voneinander wirkende Gruppen von Kormenbildungspotenzen (Fraktionen), die stolonale und die kormidiale, welche beide zu Autonomieverlagerungen führen. Die stolonale Fraktion der Kormenbildungspotenz teilt sich wiederum in zwei voneinander weitgehend unabhängige Fraktionen, nämlich in die horizontale und in die vertikale. Die vertikalen Kormenbildungspotenzen, die kormidialen und die vertikal-stolonalen, neigen mehr zu Integrationsleistungen und führen somit eher zu Autonomieverlagerungen als die horizontal wirkenden.

Die horizontalen Stolone bleiben während der ganzen Plumulariidenevolution in den meisten Fällen hauptsächlich asexuelle Propagationsorgane, indem in horizontaler Richtung die Tendenz zu physiologischer Koordination, zu Integrationsleistungen viel geringer ist als es längs vertikaler Sprossachsen (seien diese nun kormidial oder stolonal) der Fall ist. Hauptträger der Autonomie sind also in den weitaus meisten Fällen die Kormoide, wie auch immer sie gebaut sind. Es gibt aber auch Beispiele hochintegrierter horizontaler Stolonsysteme (z.B. Stolonplatten, symmetrisch verzweigte horizontale Stolonsysteme, eindimensionale horizontale Stolonsysteme usw).

Zweitens sind die *Plumulariiden* eine besonders hoch evoluierte Gruppe, ihre einfachsten Vertreter bilden tertiäre Kormen, und wir können nur Hypothesen darüber aufstellen, wie es dazu gekommen ist. Schon die frühesten ontogenetischen Stadien (wenn wir von der Planula absehen) selbst der primitivsten bekannten rezenten Plumulariiden sind sekundäre kormale Einheiten (Kormidien). Die unterste, im ontogenetischen Endzustand autonome Einheit (das Wort autonom steht hier mit Vorbehalten, wir werden gleich sehen, warum) ist bei den bekannten Plumulariiden das Primärmonopodium (bei den Genera *Antennella*, Allman und *Antennellopsis*, Jäderholm) also eine kormale Einheit dritter Ordnung. Es müssen offenbar eine primäre (ZoidKormidium) und eine sekundäre (KormidiumPrimärmonopodium) Autonomieverlagerung auf prä-plumulariiden Evolutionsstufen geschehen sein. (Wahrscheinlich bei

Haleciiden nahestehenden Formen.) Zwar ist das primärmonopodiale Kormoid der Genera *Antennella* und *Antennellopsis* nicht wirklich autonom, denn schon bei den primitivsten bekannten Plumulariiden ist das horizontale Stolonsystem zentriert und somit Träger eines Teils der Autonomie, indem die Stolone vorauswachsende Vegetationsspitzen haben und so zeigen, dass eine Autonomieverlagerung an den Stolonverband schon im Gang ist. Bei Formen mit monosiphonen Kormoiden, also mit einem nur horizontalen Stolonsystem, bezeichnen wir aus praktischen Gründen das Kormoid als Autonomon, wenn der Stolonverband wenig integriert ist und seine Integriertheit und (beginnende) Autonomie noch kaum sichtbar manifestiert.

Eine weit fortgeschrittene (und somit gut sichtbare) Autonomieverlagerung in der stolonalen Kormenbildung zeigt von den Formen ohne Rhachis (also mit nur primärmonopodialen kormidialen Sprossachsen) das Genus *Corhiza*, wo Stolone zu Stelechi und Pseudorami integriert werden; das Autonomon ist hier das aus Stelechos, Pseudorami und davon abzweigenden Primärmonopodien aufgebaute Kormoid.

Sich in den kormidialen Fraktionen der Kormenbildung allein abspielende Autonomieverlagerungen können bis zu kormalen Einheiten sechster Ordnung führen, ohne dass es gleichzeitig zu einer abgeschlossenen, manifesten Autonomieverlagerung in der stolonalen Kormenbildung gekommen sein muss (das Gegenbeispiel von *Corhiza* wurde schon genannt).

Die Gonokormidien werden in dieser Betrachtung weggelassen weil sie die Verhältnisse noch mehr komplizieren.

Der häufigste Fall sind wohl (fast) autonome Kormoide, welche kormale Einheiten vierter Ordnung sind (Rhachiskaulus mit Kladien, also einfache Federformen), welche sich in einem wenig zentrierten, horizontalen Stolonsystem anordnen.

Rein kormidial gebildete kormale Einheiten dritter (Primärmonopodium), vierter (Rhachiskaulus und Kladien) oder fünfter (Rhachiskaulus, Rhachisrami und Kladien) Ordnung werden in horizontale oder vertikale Stolonverbände integriert und verlieren die Autonomie; so entstehen kormale Einheiten weiterer Ordnungen. Wir addieren der Einfachheit halber die komidialen und stolonalen Autonomieverlagerungen, sodass wir zum Beispiel das polysiphone Kormoid des Genus Corhiza als kormale Einheit

(Autonomon) vierter Ordnung bezeichnen (Ergebnis von zwei kormidialen und einer stolonalen Autonomieverlagerung), genau wie ein monosiphones Kormoid aus Rhachiskaulus und Kladien (Ergebnis aus drei kormidialen Autonomieverlagerungen). Die zahlreichen Autonomieverlagerungen (kormidiale und vertikale stolonale), die sich bei den Plumulariiden abgespielt haben, beziehungsweise abspielen, sollen hier nicht alle aufgezählt werden; es gibt wie schon gesagt Arten mit Kormen, welche aus kormalen Einheiten von etwa zehnter Ordnung aufgebaut sind.

Um die Gesetze der Fraktionierung und der Autonomieverlagerung in Kormen als die wichtigsten kormogenetischen Gesetze speziell hervorzuheben, stellen wir die hierzu gehörenden, also zu progressiven Autonomiestufen führenden Prozesse noch einmal in geraffter, allgemeingültiger Form zusammen (vgl. Taf. I):

Durch kormale Multiplikation (Seriation) (asexuelle Propagation) autonomer kormaler Grundeinheiten (= primärer kormaler Einheiten = Autonomata erster Ordnung = Primärautonomata = Autozoide) entsteht ein unzentrierter (nicht integrierter) Kormus erster Ordnung = Primärkormus.

Durch physiologische Koordination werden der Primärkormus oder nach einer 1. Fraktionierung der Kormenbildung einzelne, aus kormalen Einheiten erster Ordnung (Zoiden) aufgebaute Komplexe zentriert, integriert. Die kormalen Primäreinheiten (Grundeinheiten) werden physiologisch interdependent (Autonomieverlust).

Es entsteht eine (komplexe) kormale Einheit zweiter Ordnung = eine sekundäre kormale Einheit, welche mehr und mehr Träger der Autonomie wird und so zum Autonomon zweiter Ordnung, zum sekundären Autonomon wird. Der Autonomiegrad der sekundären kormalen Einheit wird durch zunehmende Symmetrisierung morphologisch manifestiert.

In der sich ausbildenden kormalen Einheit zweiter Ordnung können Funktionen an bestimmte kormale Einheiten erster Ordnung (Zoide) delegiert werden; die Zoide werden zu spezialisierten Funktionsträgern zu Organen der sekundären kormalen Einheit und unterscheiden sich morphologisch voneinander, sie sind polymorph. Die Primäreinheiten haben also ihre Potenzen teilweise eingebüsst.

Durch Multiplikation kormaler Einheiten zweiter Ordnung nach einer 2. Fraktionierung der Kormenbildung entsteht ein (unintegrierter) sekundärer Kormus.

Der Kormus zweiter Ordnung oder aus kormalen Einheiten zweiter Ordnung gebildete Komplexe integrieren sich, sie werden damit zu kormalen Einheiten dritter Ordnung, welche mehr und mehr Träger der Autonomie werden (Autonomata dritter Ordnung).

Tabelle 1

Tabellarisches Schema der Autonomiestufen bei Kormen

Seriation primärer kormaler Einheiten	
Primärkormus →	Integrierung
↓	Individualisierung
Fraktionierung	
Integrierung (und ev. Spezialisation)	
kormale Einheiten 2. Ordnung	
↓	1. Autonomieverlagerung
Seriation sekundärer kormaler Einheiten	
Kormus 2. Ordnung →	Integrierung
↓	Individualisierung
Fraktionierung	
Integrierung (und ev. Spezialisation)	
kormale Einheiten 3. Ordnung	
↓	2. Autonomieverlagerung
Seriation tertiärer kormaler Einheiten	
Kormus 3. Ordnung →	Integrierung
↓	Individualisierung
Fraktionierung	
Integrierung (und ev. Spezialisation)	
kormale Einheiten 4. Ordnung	
↓	3. Autonomieverlagerung
Seriation von kormalen Einheiten 4. Ordnung Kormus 4. Ordnung →	Integrierung
↓	Individualisierung
Fraktionerung	
Integrierung (und ev. Spezialisation)	
kormale Einheiten 5. Ordnung	
↓	4. Autonomieverlagerung
usw...	

Im Zuge der Ausbildung von tertiären kormalen Einheiten können sekundäre kormale Einheiten zu spezialisierten Organen

der tertiären kormalen Einheit werden und sich dabei morphologisch voneinander unterscheiden (bei Plumulariiden z.B. Gonokormidien und Kormidien).

Aus tertiären kormalen Einheiten werden durch entsprechende Vorgänge Quartärkormen (Kormen vierter Ordnung); daraus solche fünfter Ordnung ausdifferenziert und so weiter.

WACHSTUM UND ALTER VON KORMEN

Wenn kormale Einheiten einer beliebigen Ordnung sich multiplizieren (seriieren) (z.B. durch Basalstolone), und dadurch ein nicht integrierter kormaler Komplex entsteht, nennen wir den Vorgang asexuelle Propagation. Wenn der so entstehende Komplex zentriert (integriert) wird, ist der selbe Vorgang als kormales Wachstum zu werten. Also sind die Begriffe asexuelle Propagation und kormales Wachstum infolge der Autonomieverlagerung wie das Wort Autonomon (und Autonomie) gleitende Begriffe, die ohne Grenzen ineinander überleiten.

Das Sprossen von kormalen Einheiten zu unzentrierten (nicht integrierten) kormalen Komplexen nennen wir Propagation[1] solche, die zu integrierten Komplexen führen, Wachstum[1]. Das Wachstum eines in sich polymorphen Komplexes, dessen Komponenten also schon spezialisiert und unter sich ungleichwertig sind, ist keine Multiplikation mehr, sondern ein integriertes Wachstum. Asexuelle Propagation, Wachstum und integriertes Wachstum sind Vorgänge, die sich auseinander direkt entwickelt haben (vgl. p. 898/9).

Die asexuelle Propagation ist ein theoretisch nie endender, unendlich fortschreitender Prozess, das integrierte kormale Wachstum hingegen, also das Wachstum von kormalen Komplexen mit einer erblich festgelegten Maximalausgestaltung, ist endlich. Jede in sich integrierte kormale Einheit, sei sie ein Autonomon oder ein Organ (ein Teil) eines Autonomons, ist sterblich; ein unintegrierter kormaler Komplex ist unsterblich und in seiner Ausdehnung nur durch äussere Faktoren eingeschränkt. (Die Wachstumsgeschwindigkeit wird natürlich ein erblich festgelegtes Maximum haben).

---

[1] Beide Vorgänge sind eine kormale Seriation.

Es gilt also: nicht integrierte, also nicht autonome komplexe Organismen (Kormen) sind unsterblich. Integrierte, autonome komplexe Organismen sind sterblich. Integrierte, nicht mehr autonome komplexe Organe von Kormen (Kormenorgane) sind sterblich. Der Grad der Sterblichkeit nimmt mit der Abnahme der Regenerationsfähigkeit zu.

Wir betrachten nun die Wachstumsverhältnisse in einem kormalen Komplex mit einer Maximalausgestaltung; der Komplex sei aus einander über-, respektive untergeordneten, auch schon komplexen, polymorphen kormalen Einheiten aufgebaut. Als Beispiel wählen wir ein monosiphones Kormoid aus Rhachiskaulus und alternierenden Kladien. Es gibt eine Hauptwachstumsachse, die Rhachis und eine begrenzte Zahl Nebenwachstumsachsen, die Kladien.

Je weiter sich der Komplex ausdehnt, desto mehr aktive Vegetationsspitzen wird er haben: anfänglich gibt es nur eine Vegetationsspitze, die des Kaulus (Rhachis); es kommen dann sukzessive kladiale hinzu. Wenn das erste Kladium (das sich am Kaulus am proximalsten befindet) sein Wachstum abgeschlossen hat, fällt eine Vegetationsspitze aus. Es ist jetzt eine (für unseren Komplex arttypische) Maximalzahl gleichzeitig aktiver Vegetationsspitzen erreicht (diese Zahl ist in engen Grenzen variabel). Nachdem die Rhachis ihre (arttypische) Maximalgrösse (Anzahl Segmente) erreicht hat, wird die Anzahl aktiver Vegetationsspitzen allmählich abnehmen, um schliesslich den Wert Null zu erreichen. Jetzt hat unser Komplex seine (in Grenzen variable) arttypische Maximalausgestaltung erreicht; er wächst nicht mehr.

Betrachten wir nun die in unserem kormalen Komplex auftretenden Alterskategorien: der Komplex als Ganzes hat kein absolutes, in Zeitmassen ausdrückbares Alter; sein Alter ist eine relative Grösse. Der Komplex ist im Laufe seiner Genese durch folgende Zahlen und deren wechselnde Relationen charakterisierbar:

Anzahl der Sprossachsen (in unserem Falle nur kormidial) resp. der Unterkomplexe.
Anzahl der aktiven Vegetationsspitzen.
Anzahl der Rhachissegmente (= Anzahl der Kladien).
Anzahl der Kladiumsegmente in Bildung (eventuell verschiedener Stadien).
Anzahl der fertigen Kladiumsegmente (fressende Polypen).

Damit ist auch das Alter des Komplexes bestimmt, wir nennen dieses aus der Anzahl und dem Alter der Unterkomplexe ableitbare Alter das *komplexe Alter*.

Auch für die Unterkomplexe gibt es kein absolutes Alter; der Unterkomplex hat ebenfalls ein komplexes Alter, welches zum Beispiel für ein Kladium mit folgenden Zahlen und deren Relationen zu charakterisieren ist:

Anzahl der Kladiumsegmente.
Anzahl der Kladiumsegmente verschiedener (zu bestimmender) Stadien.

Für Unterkomplexe gibt es aber auch noch ein anderes relatives Alter, welches auf den Überkomplex bezogen wird. Ein Kladium befindet sich z.B. um fünf Rhachissegmente weiter distal im Überkomplex als ein anderes, wir sagen dann, es sei um fünf Segmente jünger als jenes. Wir nennen dieses Alter der relativen Lage das *topologische Alter*.

Für die einzelnen Kladiumsegmente gibt es kein komplexes Alter, solange wir die hochintegrierten Kormidien der Plumulariiden als tektonische Grundelemente nehmen und ihre Komplexität nicht in Betracht ziehen. Sie haben aber ein auf das Kladium und den ganzen Überkomplex bezogenes topologisches Alter und ausserdem ein in Zeiteinheiten messbares *absolutes Alter*.

Ein solitäres Kormidium hätte nur ein absolutes Alter und kein topologisches.

Wir stellen die in Kormen (ganz allgemein) gültigen drei Alterskategorien tabellarisch zusammen:

TABELLE 2.

(Solitäreinheit	absolutes Alter)
kormale Grundeinheit resp. unkomplexes kormales Organ	╱ absolutes Alter ╲ topologisches Alter
kormaler Unterkomplex, resp. kormale Zwischeneinheit, resp. komplexes kormales Organ	╱ topologisches Alter ╲ komplexes Alter
kormaler Überkomplex, resp. Kormus	komplexes Alter

Wenn wir experimentell oder statistisch die Wachstumsdynamik und Seneszenz von Kormen untersuchen, müssen wir diese drei Alterskategorien stets im Auge haben.

Wenn man in einem kormalen Komplex jeweils alle gleichzeitig gebildeten Strukturen mit Linien verbindet, nennen wir diese isochrone Linien oder „Isochronen".

Das Studium der kormalen Wachstumsdynamik ist von generellem Interesse, weil auch in sehr hoch integrierten Komplexen ein physiologisches Altersgefälle von proximal nach distal herrscht, indem im Komplex proximal sich befindliche Strukturen schon deutlich senil sind, während der Komplex distal weiterwächst. Dabei bildet der Komplex ein physiologisches System. Für allgemeine Seneszenzuntersuchungen dürften deshalb Kormentiere besonders aufschlussreich sei.

DIE VERÄNDERLICHKEIT IN DER KORMOGENESE UND DIE GESETZMÄSSIGKEITEN DER RELATION ZWISCHEN KORMOONTOGENETISCHEN UND KORMOPHYLOGENETISCHEN ÄNDERUNGEN

Einleitung

Kormale Strukturen oder Komplexe sind in der Kormogenese, sei es in der Phylo- oder Ontogenese, veränderlich. Wir betrachten hier alle Veränderungen, sowohl komplexe Änderungen durch das kormale Wachstum selbst, als auch Änderungen, durch welche die einen Kormus im Laufe der Ontogenese aufbauenden homonomen Strukturen oder Komplexe verschiedener topologischer Alter untereinander verschieden werden, oder im Laufe der phylogenetischen Evolution sich realisierende Veränderungen homologer Strukturen oder Komplexe (deren Homologie auf Grund vergleichendmorphologischer Studien angenommen werden darf (vgl. p. 983 ff.).

Phylogenetische Veränderungen können in allgemeinen evolutiven Entwicklungen (evolutionary trends) liegen, die Folge von Autonomieverlagerungen (und damit verbundener Phänomene wie Spezialisation, Symmetrisierung, Integration, welche z.B. zu räumlicher Annäherung von Strukturen führen kann) sein, oder sie

können isoliert und auf einzelne Arten beschränkt und somit Seitenentwicklungen sein.

Die Gonotheken werden in dieser Arbeit nicht berücksichtigt. Es war mir viel zu wenig Material zu einer vergleichenden Untersuchung zur Verfügung.

Arten der Veränderlichkeit

Die hier folgende Aufzählung von kormoontogenetischen und kormophylogenetischen Veränderungen, resp. der Unterschiede zwischen homologen Strukturen bei verschiedenen Arten oder Gattungen oder von homonomen Strukturen verschiedener topologischer Alter einer Art ist aus didaktischen Überlegungen gegliedert worden, um eine Übersicht über alle Phänomene zu erhalten. Die Einteilung hätte auch nach andern Gesichtspunkten geschehen können.

Quantitative Veränderungen

Quantitative Veränderungen sind alle jene Phänomene, welche die Anzahl der einen Komplex aufbauenden Elemente verändern. Dazu gehört (für die vergleichend-tektonische Diskussion der Phylogenese) das normale ontogenetische Kormen- (oder Kormoid-) Wachstum, so befremdlich das im ersten Moment auch scheinen mag.

Eine erste Gruppe quantitativer Veränderungen bilden Vermehrungsphänomene, dazu gehören alle Phänomene des Neu-Auftretens von Strukturen; solche Phänomene erscheinen als zufällige Ereignisse; sie können am Anfang eines evolutiven Trends stehen, oder Seitenentwicklungen sein.

Weitere Vermehrungsphänomene sind solche, welche auf einer Seriation (kormale Multiplikation) schon bestehender kormaler Strukturen oder Komplexe längs einer Sprossachse beruhen.

Als letzte Gruppe von Vermehrungsphänomenen kennen wir die (parallele) Aufspaltung vorhandener Anlagen, wie wir sie z.B. von der Kryptodichotomie oder intrapodialen Ramifikation her kennen.

In einer zweiten Gruppe quantitativer Veränderungen fassen wir alle Reduktionsphänomene zusammen. Wir unterscheiden dabei Ausfalls- und Verschmelzungsphänomene.

Quantitative Ausfallserscheinungen können die Folge des Verlustes proliferativer Potenzen von Sprossachsen oder von Segmenten von Sprossachsen sein. Sie können auch die letzte Konsequenz von qualitativen Rückbildungen sein.

Verschmelzungsphänomene sind Konsequenzen von Integrationsprozessen, indem eine allgemeine Integrationstendenz, das räumliche Zusammenrücken von Elementen, in Extremfällen eben zur Verschmelzung dieser Elemente oder eventuell zum Ausfall von solchen führt.

Änderungen der relativen Lage

Auch Änderungen der relativen Lage von Strukturen oder Komplexen sind im Zusammenhang mit Integrierungs- oder Desintegrierungsleistungen zu verstehen. Eine allgemeine Tendenz ist, wie eben gesagt wurde, das Zusammenrücken. Solche Phänomene gibt es viele und einige davon führen zur Verschmelzung oder zum Ausfall von Strukturen.

Phänomene des Auseinanderrückens sind seltener.

Weitere Änderungen der relativen Lage, die aber einer anderen Kategorie angehören, welche schon zu den qualitativen Änderungen überleitet, sind Umpolungsphänomene und Heteromorphosen; beide treten hauptsächlich nach Amputationen als abnorm gesteuerte kormale Regenerationsleistungen auf.

Umpolungen gibt es nach Durchtrennung von Sprossachsen, indem die Regenerate in der selben Achse aber in der entgegengesetzten Richtung gebildet werden.

Durchgetrennte Sprossachsen regenerieren als qualitativ andere Sprossachsen, eine Rhachis z.B. als Primärmonopodium, ein Kladium als Apicalstolon usw. Solche Phänomene nennen wir Heteromorphosen.

Qualitative Veränderungen

Qualitative Veränderungen sind Formveränderungen von Strukturen, meistens infolge von Spezialisierungen. Sie können sowohl Einzelstrukturen betreffen wie auch integrierte Komplexorgane. Wir unterscheiden Komplizierungen und Vereinfachungen, Vergrösserungen und Verkleinerungen, allgemeine Formänderungen,

sowie Änderungen der Winkelstellung einer Struktur oder eines Komplexes zu den anderen Teilen des Kormus, sowie Änderungen der morphologischen Wertigkeit homonomer Strukturen.

Liste einiger Veränderungen während der Kormogenese

Quantitative Veränderungen:

Vermehrungsphänomene:

Neuauftreten:

Auftreten neuer Proliferationstypen an Primärmonopodien (dichotom, versal, lateral, frontal);
Auftreten eines weiteren Nematothekenpaares in den Kormidien von *Pentandra* Lendenfeldt (im Gegensatz zu *Aglaophenia*) (siehe Abb. 4 *d*).
Auftreten von Zwischen- und Vorsegmenten in kormidialen Sprossachsen.

Seriation:

Primärmonopodien durch monopodiale Seriation von Kormidien und alle andern multiplikativen Propagations- und Wachstumsvorgänge.

Aufspaltung:

Alle echten Dichotomien (stolonale und kormidiale); Spaltung von Nematotheken bei gewissen Statopleinaarten (siehe Abb. 27); Intrapodiale Ramification, Kryptodichotomie.

Reduktionsphänomene:

Ausfallsphänomene:

Reduktion der Anzahl der Nematotheken pro Kormidium; Ausfall von Zwischensegmenten in kormidialen Sprossachsen.

Verschmelzungen:

Verschmelzen der weiblichen Corbulacostae von *Aglaophenia*; Verschmelzung der stark rückgebildeten Hydrothek und der beiden Lateral-Nematotheken des einzigen

Segments des den Basalteil der Corbulacosta von *Aglaophenia* bildenden Meta-Basiskladiums (sogenannte grosse Nematothek) (siehe Abb. 33), Verschmelzen von Siphonen.

Änderungen der relativen Lage.:

Zusammenrücken: viele Beispiele.
Auseinanderrücken: A. der sog. Mesialnematothek und der Hydrothek eines Kormidiums bei der Umwandlung eines Primärmonopodiums in eine Rhachis bei Frontalverzweigungen *(Statopleinae)*. Besonders gut zu beobachten bei *Aglaophenia acacia* Allman (Abb. 15).

Umpolungen.
Heteromorphosen.

Qualitative Veränderungen:

Komplizieren der Theken (z.B. durch Ausbilden von Marginalzähnen oder von Intrathekalsepten, durch Knickungen der Theken, durch Ausbildung doppelter Thekenwände, usw.);
Vereinfachung von kormidialen Sprossachsen durch Ausfall der Septen;
Verdickung von Sprossachsen, wenn diese zu Überachsen werden (z.B. Rhachis anstelle eines Kladiums);
Vergrösserung einzelner Zoide (dieses Phänomen tritt hauptsächlich für Nematotheken in Nematokladien auf);
Verbreiterung von Nematokladien zu Corbulacostae;
Verkleinerung von Zoiden (z.B. Abortivhydrothek der Rhachis);
Ausbildung von Haken-, Anker- oder ähnlichen Formen der Apicalstolone;
Ausbildung von Rhizostolonen;
alle Peridermverdickungen;
Ausbildung von Krümmungen in Sprossachsen;
Auftreten bestimmter Winkel zwischen über- und untergeordneten Sprossachsen;
Umwandlung Primärmonopodium in Rhachis, Rhachis in Diplo- oder Polyrhachis, Kladium in Metakladium und andere mehr.

Die Veränderungen in der Kormoontogenese

Wir beginnen die Betrachtung der Kormoontogenese der Plumariiden von der Planula ausgehend.

Aus der Planula entsteht in allen bekannten Fällen ein Primärmonopodium, dabei wird stets ein Stadium vorhanden sein, wo ein einzelnes, voll funktionsfähiges (also autarkes) Kormidium da ist; dieses Kormidium beginnt mit der Assimilierung von Fremdstoffen und ersetzt den embryonalen Metabolismus, der auf Dotterreserven beruht.

Vom Primärmonopodium geht ein Basalstolon horizontal weg und bildet weitere Kormidialachsen. Bei vielen Arten (der Genera *Antennella* und *Antennellopsis*) sind alle weiteren vom Stolon ausgehenden kormidialen Sprossachsen Primärmonopodien, bei anderen Arten nur die im Stolonsystem proximalsten (also sich am nächsten von der Planula-Festheftungsstelle befindlichen), während weiter distal im Stolonsystem die vom Stolon weggehenden Sprossachsen Rhachis-Sprossachsen sind; bei noch anderen Arten ist die erste, direkt aus der Planula gebildete Sprossachse nur in ihren proximalen Teilen primärmonopodial und wird distalwärts in eine Rhachis umgebaut. Entsprechendes gilt für das Vorhandensein von Kormoiden mit Rhachiskauli und Diplorhachiskauli oder Polyrhachiskauli im selben Stolonverband; wir haben diese Verhältnisse schon früher beschrieben (p. 920 ff.) (Kormoontogenetischer Komplexitätsgradient).

Der Kormus ist also in seinen proximalen Teilen aus einfacheren Einzelkomplexen aufgebaut als in seinen distalen. So ist z.B. proximal in einem Stolonsystem ein (z.B. stolonogen entstandener) Einzelkomplex (z.B. ein monosiphones Kormoid) eine kormale Einheit vierten Grades, weiter distal eine solche fünften Grades. Ein Kormus baut sich im Laufe seiner Ontogenese aus Einzelkomplexen immer höherer Ordnungen auf. Ein propagatives Basalstolon zum Beispiel bringt Kormoide immer komplexerer Autonomiestufen hervor, bis die Maximalausgestaltung der Kormoide erreicht ist.

Eine andere Gesetzmässigkeit in der Ontogenese betrifft Gestalt und Anordnung der niederen kormalen Einheiten, der Zoide, Kormidien und Primärmonopodien. Bei vielen Arten beginnt der Kormus proximal mit Kormidien, welche eine bestimmte,

relativ grosse Zahl Nematotheken besitzen und relativ grosse Abstände der Zoide aufweisen. Im Laufe der Kormenwachstums werden Kormidien mit mehr und mehr reduzierter Nematothekenzahl und kleineren Zoidabständen gebildet. Das heisst: wenn man irgend einer Sprossachse (stolonaler oder kormidialer) von proximal nach distal folgt, werden die Anzahl der Nematotheken und die Abstände der Zoide in den Segmenten abnehmen und die Segmente kürzer werden.

Entsprechendes gilt für die Primärmonopodien. Die Primärmonopodien können anfänglich Zwischensegmente mit mehreren (z.B. zwei) Nematotheken haben. Vom proximal nach distal im Kormus (also entlang stolonaler oder kormidialer Sprossachsen) und im Primärmonopodium selbst können die Zwischensegmente kürzer werden und Nematotheken einbüssen oder ganz ausfallen.

Verbinden wir in einem Kormus oder in einem kormalen Komplex (z.B. in einem Kormoid) alle gleich ausgestalteten Strukturen (Kormidien oder sonstige Segmente) durch Linien, erhalten wir isomorphe Linien oder Isomorphen. Die Vermutung liegt nahe, dass die Isomorphen mit den Isochronen zusammenfallen, identisch sind oder zum allermindesten sehr stark korreliert. Diese sehr wahrscheinliche Hypothese muss durch kormogenetische Experimente und kontrollierte Aufzuchten geprüft werden (THORNSTEINSON'sche Regel für *Graptolithen* formuliert).

Auf teratologische Argumente und Fakten wird in dieser Arbeit nicht eingegangen. Im Rahmen von detaillierteren und mehr experimentell orientierten Arbeiten sind aber von „Naturexperimenten" bestimmt ganz wesentliche Beiträge an unsere Kenntnisse über kormogenetische Gesetze zu erwarten (vgl. p. 976).

DIE VERÄNDERUNGEN IN DER KORMOPHYLOGENESE

Wir beschränken uns in diesen Betrachtungen auf die beiden Hauptgruppen der *Plumulariiden*, die Gattungen um *Plumularia* (*Eleutheropleinae* (Allmann) Billard resp. *Plumulariinae*, Stechow) und die Gattungen um *Aglaophenia* (*Statopleinae* (Allmann) Billard resp. *Aglaopheniinae*, Stechow). Andere Formen wurden weggelassen, weil es mir noch nicht gelungen ist, wichtige Homologiefragen abzuklären, so die *Kirchenpaueriinae*, Stechow und die Homologie ihrer Rhachien.

Wir müssen an der Basis beider Gruppen Formen mit primär-monopodialen Kormoiden annehmen. Schon auf dieser Evolutionsstufe sind sie phylogenetisch getrennt (diese Tatsache ist auch für Analogieuntersuchungen wichtig) (vgl. auch pp. 983-89).

In den beiden Gruppen werden wir, wenn wir, von tektonisch einfachen zu tektonisch komplizierten, von wenig integrierten zu stark integrierten Formen fortschreitend, ihre Merkmale vergleichend betrachten (also in der Reihenfolge des natürlichen Systems), folgende allgemeine Evolutionstrends feststellen können:

Komplizierung der Theken (Zacken, Zähne, Septen, Faltungen, usw.).
Integrieren der Kormidien (Zusammenrücken der Zoide, Verschmelzung von Zoiden, Ausfall von Zoiden).
Integration der kormidialen Sprossachsen, welche Strukturänderungen bedingen (z.B. Wegfallen von Septen, Verdickung des Periderms).
Reduktion der Nematothekenzahl in den Kormidien.
Reduktion (qualitativ und quantitativ) der Zwischensegmente in Monopodien.
Ausbildung von Substrukturen, resp. Subkomplexen (Parakladien, Pararami).
Delegierung der Sexualorgane an bestimmte Orte.
Ausgestaltung von accessorischen Sexualorganen.

Die allgemeine Evolution der Kormentektonik (soweit sie mit Fraktionierung und Autonomieverlagerung zusammenhängt) darf nach dem im beschreibenden Teil und im Abschnitt über die Autonomieverlagerung Gezeigten und Gesagten als in grossen Zügen bekannt vorausgesetzt werden.

Sie verläuft bei *Statopleinae* und *Eleutheropleinae* sehr ähnlich. Und entspricht weitgehend den kormoontogenetischen Komplexitäts- und Integrationsgradienten entlang Sprossachsen.

Die Relation zwischen kormoontogenetischen und kormophylogenetischen Änderungen

Wir sehen, wenn wir die Veränderlichkeit in der Kormoontogenese und in der Kormophylogenese betrachten, sofort, dass eine starke Übereinstimmung besteht.

In der kormalen oder kormoidalen Tektonik gelangen die Plumulariiden sowohl in der Kormoontogenese wie in der Kormophylogenese in festgelegten, gesetzmässigen Abläufen von einfachen Verhältnissen zu komplexeren und integrierteren. Gleichzeitig ändern sich die niederen kormalen Einheiten (Zoide, Kormidien) sowohl ontogenetisch (von proximal nach distal im Kormus), wie phylogenetisch (von unten nach oben im System) ebenso gesetzmässig und in bestimmten Abläufen (das System wurde unabhängig von ontogenetischen Argumenten aufgestellt).

Die formalen Gesetzmässigkeiten in den kormoontogenetischen Abläufen sind beinahe identisch mit den formalen Gesetzmässigkeiten in den vermuteten kormophylogenetischen Abläufen.

Aus ähnlichen Befunden an verschiedenen Organismen hat Haeckel sein sogenanntes biogenetisches Grundgesetz formuliert. Wir wollen dieses „Grundgesetz" hier nicht diskutieren, sondern nur die speziellen, zur Abklärung von phylogenetisch- ontogenetischen Beziehungen (speziell der Rekapitulation) besonders günstigen Verhältnisse bei kormalen Coelenteraten, speziell Plumulariiden darzustellen versuchen.

Wir können sowohl die kormoontogenetischen wie die kormophylogenetischen Abläufe klar übersehen und rekonstruieren, weil jede Änderung als eine Änderung in einem geometrisch gut fassbaren System offenbar wird, da es sich um eine Tiergruppe mit leicht überschaubarer und gut zu analysierender extensiver Formbildung handelt.

Da es sich um einfach organisierte Tiere handelt, betreffen Änderungen immer die geometrische Situation, und wir können physiologische Argumente weitgehend vernachlässigen, denn in der Evolution von den einfachsten zu den kompliziertesten Verhältnissen wird die somatische Physiologie kaum wesentlich verändert (onto- und phylogenetische Veränderungen äussern sich in erster Linie morphologisch, respektive geometrisch).

Verschiedene kormogenetische Stadien sind gleichzeitig im selben Kormus vorhanden. Wir können die sich zeitlich folgenden (damit kann die hypothetisch phylogenetische oder die empirisch-ontogenetische Zeit gemeint sein) Änderungsschritte in einem räumlich klar gegliederten geometrischen System nachvollziehen, in welchem die Stadien in chronologischer Sukzession aneinandergereiht gleichzeitig vorhanden sind.

Die Plumulariiden speziell haben den Vorteil, dass sie eine relativ kleine, nach aussen systematisch gut abgrenzbare Gruppe sind und trotzdem Autonomieverlagerungen und somit geometrisch fassbare Änderungen (auch hypothetische (geschichtliche) Mutationen im Sinne der modernen experimentellen Genetik) in besonders zahlreichen Stufen und Varianten zeigen.

Sie bieten auch besonders günstiges Material zum Studium von Analogie- und Homologie- (speziell Homonomie-) problemen. Darauf wird im nächsten Kapitel näher eingegangen werden.

HOMOLOGIE UND ANALOGIE

Auch bei sehr komplexen und weit differenzierten, metagenen Tierkormen können wir sämtliche Strukturen auf die (für die Plumulariiden) am Anfang dieser Arbeit (p. 891 ff.) definierten tektonischen Grundelemente zurückführen.

Ist eine kormale Struktur oder eine kormenbildende Potenz einmal realisiert und genetisch festgelegt worden, so können sich diese Strukturen respektive Potenzen im Laufe der weiteren Evolution oft in sehr weitgehendem Mass unabhängig entwickeln (vgl. p. 947/8).

Die Tatsache der fraktionierten Genese bedingt bei Tierstöcken eine Komplexität, welche uns im ersten Moment die Möglichkeit zu nehmen scheint, klar abgrenzbare Kategorien für die in Kormen geltenden Homologie- und Analogiebeziehungen zu schaffen. Konsequentes und logisches Auflösen der Komplexe und Bildungsvorgänge in ihre Strukturen und Bildungspotenzen führt indessen doch zu Homologie- und Analogiekategorien, welche sich zu einander in Beziehung setzen lassen, also das Aufstellen eines Systems erlauben.

Diese Arbeit will nicht Stellung nehmen im Streit zwischen einer exklusiv morphologisch-ontogenetischen Auffassung[1] und einer mehr phylogenetischen Auffassung[2] des Homologiebegriffes. Der Begriff wird hier in beiden Bedeutungen gebraucht, die sich ja nicht widersprechen, beide Auffassungen haben ihre Geltung.

---

[1] Naef, Kaelin, Troll, Naegeli, Hertwig u.a.
[2] Peter, Remane, Haeckel, Gegenbaur u.a.

Dabei kommt der morphologisch-ontogenetischen ein grösserer unmittelbarer Aussagewert zu, während die phylogenetische einen stärker hypothetischen Gehalt hat. Es wird auf diese Frage am Schluss dieses Kapitels noch kurz eingegangen werden.

Wir beschränken uns für die folgenden Ausführungen auf die beiden grössten Unterfamilien der Plumulariiden, die *Eleutheropleinae* und die *Statopleinae*, denen weitaus die meisten Arten angehören.

Der Begriff Homonomie wird für die Beziehung homogenetischer Strukturen im selben Organismus verwendet.

Ein Kormus setzt sich zur Hauptsache aus metameren, meristischen Strukturen (Einheiten) zusammen, die unter sich — je nach der Wertigkeit der Sprossachse, der entlang sie angeordnet sind — verschieden homonom sind.

Es lassen sich alle Strukturen oder Komplexe auf die Grundeinheiten zurückführen; innerhalb einer Art gibt es deshalb ganz exakte und lückenlose ableitbare Homonomiebeziehungen. Infolge der fortgesetzten, unvollständigen Autonomieverlagerungen und Fraktionierungen (Autonomiestufen) gelten aber bei Kormen, im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Organismen, welche als ganzes „individualisiert" sind, ganz spezielle Homonomiekategorien. Wir verzichten darauf, diese Kategorien zu benennen und beschränken uns auf eine tabellarische, klassifizierende Zusammenstellung der möglichen Homonomiebeziehungen bei den *Plumulariiden* (Tabelle 3).

Tabelle 3.

Homonomiebeziehungen in Plumulariidenkormen

verwendete Abkürzungen:

Kl	= Kladium (segment)	Hst	= Horizontalstolon
MKL	= Metakladium (segment)	VSt+	= Vertikalstolon mit multiplikativen Potenzen
PKl	= Parakladium (segment)	VSt—	= Vertikalstolon ohne multiplikative Potenzen
Pm	= Pedunculum (segment) oder (Segment eines) primärmonopodialer Kaulus	RSt	= Rhizoloston
Rh	= Rhachis (segment)	ASt	= Apicalstolon
PRh	= Pararhachis (segment)		
DRh	= Diplorhachis (segment)		
PoRh	= Polyrhachis (segment)		

Homonomien gleichwertiger Strukturen oder Komplexe an einer Achse:

Kl/Kl, MKl/MKl, Pm/Pm, Rh/Rh, PRh/PRh, DRh/DRh, PoRh/PoRh, PKl/PKl

Homonomien gleichwertiger Strukturen oder Komplexe an verschiedenen Achsen:

Die selben Homonomiepaare wie oben. Bei Rami und Parakladien können sie Segmente von Sprossachsen gleicher oder verschiedener Ordnung sein.

Homonomien gleichwertiger Strukturen oder Komplexe in verschiedenen Kormoiden:

Die selben Homonomiepaare wie oben und dazu: VSt+/VSt+, VSt—/VSt—, RSt/RSt, ASt/ASt.

Homonomien ungleichwertiger Strukturen oder Komplexe in einer Achse: Pm/Rh, Pm/PRh, Rh/PoRh, Kl/MKl, Rh/DRh.

Homonomien ungleichwertiger Strukturen oder Komplexe in verschiedenen Achsen oder Komplexen (z.B. Kormoiden):

Kl/MKl, Kl/PKl, Kl/Rh, Kl/PRh, Kl/DRh, Kl/PoRh
MKl/Rh, MKl/PRh, MKl/DRh, MKl/PoRh, PKl/Rh,
PKl/PRh, PKl/Pm, PKl/DRh, PKl/PoRh, Rh/Pm,
Rh/PRh, Rh/DRh, Rh/PoRh, PRh/Pm, PRh/DRh,
DRh/PoRh, VSt+/VSt—, VSt/RSt, RSt/ASt.

Homonomien, welche unsicher sind:

Gonokormidium/Kormidium, Kormidialsprossachsen/Stolonalsprossachsen kormidiale Zwischensegmente/Kormidien, kormidiale Vorsegmente/Kormidien, kormidiale Zwischensegmente/kormidiale Vorsegmente.

Die Gestalt der Zoide und Kormidien kann Arten, deren maximal ausgestalteten kormidialen Komplexe Primärmonopodien sind, sowohl zu den *Eleutheropleinae* (dies ist der Fall für *Antennella-arten* und *Corhiza*) als auch zu den *Statopleinae (Antennellopsis)* weisen, sodass es sich logischerweise aufdrängt, die evolutive Trennung der beiden Unterfamilien schon anzusetzen, bevor Rhachien ausgebildet waren.

Danach wären die Rhachien mit lateral gesprossten Kladien der *Eleutheropleinae* mit denjenigen mit frontal gesprossten Kladien der *Statopleinae* analog; ebenso die Übereinstimmungen von Umrisslinien, Zoidflächen, Kladienalternation usw. Keiner der kormidialen Komplexe, welche über Primärmonopodien hinausführen, wären also in den beiden Unterfamilien homolog. Die frontale Proliferation ist also sehr wahrscheinlich phylogenetisch nicht von der lateralen abgeleitet.

Die gleichzeitig wirkenden horizontalen stolonalen Potenzen zeigen keine Unterschiede (Divergenz); die horizontalen Stolone sind also in beiden Unterfamilien homolog.

Offenbar gleichartige Möglichkeiten erlauben in beiden Unterfamilien die Ausbildung vertikaler Stolone, welche polysiphone Sprossachsen bilden. Es ist nun Ansichtsache, wie die Vertikalstolone in beiden Unterfamilien miteinander in Beziehung zu setzen sind. Folgt man REMANE, der die Möglichkeit „phylogenetischer Anlagen" schlicht ausschliesst (REMANE 1952, p. 340), so sind die verglichenen Vertikalstolone analog; halten wir uns der gegenteiligen Ansicht offen, so könnten diese Vertikalstolone homolog sein. Man kann nämlich entgegen REMANE annehmen, dass die Möglichkeit zur vertikalen stolonalen Proliferation schon vor der Trennung in Eleutheropleinae und Statopleinae genetisch gegeben war, aber nicht manifest wurde, weil (uns unbekannte) Auslöser erst später auftraten. Denn es ist denkbar, dass gleiche äussere oder innere Einflüsse (das können auch erblich (genetisch) bedingte, also gleichsam praedeterminierte sein), die auf ein homologes (homogenetisches) Material an phylogenetisch schon getrennten Formen einwirken, zu untereinander „homologen" Neubildungen führen. Diese „Homologie" wäre allerdings ein Grenzfall zur Analogie, sozusagen eine Ana-homologie oder eine Homo-analogie. Wir nennen mit PLATE 1922 solche Beziehungen Homoiologien.

Homoiolog wären also nach Homologiekriterien vergleichbare Strukturen oder Organe, welche in verschiedenen, nahe verwandten systematischen Gruppen gleichzeitig vorkommen, die aber offenbar erst nach der phylogenetischen Trennung dieser systematischen Gruppen zum ersten Male manifest aufgetreten sind.

Wir wollen also die Vertikalstolone in den beiden Unterfamilien lieber nicht als analoge Bildungen bezeichnen, sondern als homoiologe, weil dieser Ausdruck unsere besondere Situation besser differenziert und keine Entscheidungen über die Interpretation vorwegnimmt.

Dieses selbe Argument wird uns auch bei der Interpretation von sekundären Übereinstimmungen in der Morphologie der Zoide und Kormidien in den beiden Unterfamilien zur Vorsicht veranlassen, sodass wir auch jene sekundären Übereinstimmungen nicht vorbehaltlos als Analogien, sondern als mögliche Homoiologien interpretieren wollen. Vor dem selben Dilemma stehen wir beim Versuch, die Rhizostolone oder die Apicalstolone zu deuten. Als Argument für eine Auffassung der Vertikalstolone als in beiden

Unterfamilien homoiologhomologe Bildungen könnte auch das Genus *Corhiza* gelten, wo vertikale, polysiphone, rein stolonale Sprossachsen Träger von Primärmonopodien sind. Solche Analogie-Homoiologieprobleme stellen sich nicht nur zwischen den beiden Unterfamilien, sondern auch innerhalb zwischen einzelnen Genera.

Zusammenfassend können wir sagen, dass phylogenetisch alte und primäre Strukturen homolog sind; so sind die (sterilen) Kormidien aller Plumulariiden miteinander homolog, ebenso die Basal- (Horizontal-) stolone und die Primärmonopodien; im Zweifel sind wir bei Vertikal- und Rhizostolonen und für die sekundären Übereinstimmungen in der Morphologie der Zoide und Kormidien; nicht homolog sind die nach verschiedenen Proliferationstypen gebildeten kormidialen Komplexe [1] und die jeweils nach verschiedenen Modi entstandenen Kauli und Rami (Pseudorhachien, echte Rhachien). Daraus folgt, dass die Ramifikationsmuster, Umrisslinien, Zoidflächen usw. von Kormoiden der beiden Unterfamilien nicht homolog sind, auch wenn sie sehr ähnlich aussehen.

Nachdem sich phylogenetisch die beiden Unterfamilien der *Eleutheropleinae* und *Statopleinae* getrennt hatten, kam es in beiden Gruppen zu ähnlicher Ausgestaltung und Anordnung von Strukturen oder Komplexen. Bei den Zoiden und Kormidien stellen wir in beiden Unterfamilien ähnliche Tendenzen (evolutive Trends), respektive vergleichend-morphologisch Sequenzen (Reihen) von Ausgestaltunsformen fest. Die Hth. werden komplizierter, die Nth. werden zum Teil reduziert (qualitativ und quantitativ), die Kormidien als Ganzes verkürzt und die Zoidabstände verkleinert (vgl. p. 979/80).

Mit Remane bezeichnen wir solche sekundären Übereinstimmungen als Analogien, auch wenn wir (ähnlich wie oben am Beispiel der Vertikalstolone gezeigt) ihre Interpretation als analoge sekundäre Übereinstimmungen nicht ohne Vorbehalt gelten lassen wollen, da es sich vielleicht um homoiolog-homologe Erscheinungen handelt.

Unzweifelhaft Analogien sind die äusserlichen Übereinstimmungen in der Tektonik der Kormoide, welche nach jeweils ver-

---

[1] (Jedenfalls, wenn unsere Annahme, dass die frontale Proliferation von der lateralen nicht abgeleitet sei, richtig ist.)

schiedenen Ramifikationstypen gebaut sind, also zum Beispiel die Ähnlichkeit von Rhachis (Monopodium) und Pseudorhachis (Sympodium), die zwei- vielleicht dreimal unabhängig und aus verschiedenen Erbanlagen entstandene einfache Federform von kormidialen Komplexen, welche aus einer Hauptsprossachse und aus alternierenden Kladien bestehen, die Zoidfläche und Umrisslinie bestimmen.

Interessante Analogien werden sichtbar, wenn wir polysiphone Systeme in den beiden Unterfamilien vergleichen. Es werden tektonisch scheinbar gleiche Lösungen in der Ausbildung von Ramifikations- und Verteilungsmustern, von accessorischen Stelechos- und Ramustubi, von Zoidflächen und Umrisslinien usw. gefunden.

Entsprechende Analogien findet man sogar über die *Plumulariiden* hinaus zu den *Sertulariiden* oder sogar zu den *Bryozoa* und zu den *Pflanzen*.

Man vergleiche dazu das Verzeichnis einiger wichtiger Analogiebeziehungen zwischen den beiden Unterfamilien in Form einer Tabelle (Tabelle 4).

Tabelle 4.

Analogie- resp. Homoiologiebeziehungen zwischen Eleutheropleinae und Statopleinae

I. Analogien (Homoiologien?) in sekundären Übereinstimmungen (Ähnlichkeiten) in der Morphologie der Zoide

II. Analogien (Homoiologien?) in sekundären Übereinstimmungen (Ähnlichkeiten) in der Morphologie der Kormidien

III. Analogien (Homoiologien?) in den Ramifikationsmustern horizontaler Stolonsysteme

IV. Analogien (Homoiologien?) in der Ausbildung von vertikalen Stolonen und von stolonalen Spezialorganen.

V. Analogien in der Ausgestaltung von monosiphonen kormalen Komplexen nämlich:

Pseudorhachis	Rhachis mit Lateralproliferation	Rhachis mit Frontalproliferation
Federform	Federform	Federform
Kladienalterantion	Kladienalternation	Kladienalternation
Zoidfläche	Zoidfläche	Zoidfläche
Umrisslinie	Umrisslinie	Umrisslinie
in versalen Komplexen	in lateralen Komplexen	in frontalen Komplexen

VI Analogien in der Ausgestaltung von polysiphonen Kormoiden und Ramifikationsmustern in vertikalen Stolonsystemen, nämlich:
analoge stolonogene Ramifikationstypen,
analoge kormidiale Ramifikationstypen
analoge Ramifikations- und Verteilungsmuster
analoge Verschmelzungen der Siphone
analoge Umrisslinien
analoge Zoidflächen.

Wie man gerade an den Plumulariiden in mehreren Beispielen sieht, sind die Begriffe Analogie und Homologie und ihre gegenseitige Abgrenzung noch keineswegs gesichert.

So führen uns ja z.B. vertieftere genetische Ansichten in die evolutiven Zusammenhänge oft zu vermehrt polyphyletischen Hypothesen über die phylogenetischen Abläufe, wodurch vermeintliche Homologien fraglich werden.

Wir sind in dieser Arbeit hauptsächlich den Kriterien und Methoden gefolgt, wie sie Remane aufgestellt hat, weil er seine Anwendungen der Begriffe klar begründet und abgrenzt. Solange es aber keine allgemein anerkannte Theorie über die Kausalität oder die Kausalitäten der Evolution gibt, wird es auch keine allgemein verbindlichen Analogie- und Homologiebegriffe geben, sodass wir Remane nur mit den schon erwähnten Vorbehalten folgen. Es scheint uns, dass gerade kormale Organismen und speziell die Plumulariiden ein besonders gut brauchbares Untersuchungsmaterial sind, um Homologie- und Analogieprobleme kritisch zu prüfen.

ZUR VERGLEICHENDEN TEKTONIK VON KORMEN UND IHRER ALLGEMEINEN BIOLOGISCHEN BEDEUTUNG

Es wurde in dieser Arbeit versucht, anhand einer besonders dazu geeigneten systematischen Gruppe genetisch-morphologische Probleme der Biologie von Kormen erneut zur Diskussion zu stellen. Kormen sind besonders günstige Objekte zum Studium allgemeiner Probleme der Gestaltsevolution, welche sich hier besonders prägnant und in übersichtlicher Form stellen. Antworten auf viele mit solchen Problemen zusammenhängende Fragen, dürften an kormalen Organismen, besonders leicht zu finden sein. Eine bessere Kenntnis der Kormenbiologie würde vielleicht in

vielen Teilgebieten der biologischen Forschung grundsätzliche Argumente und Kategorien zu neuen Arbeitshypothesen und Theorien liefern. Ich nenne hier einige Problemkreise und Forschungsgebiete, wo mir die Erforschung kormaler Verhältnisse zentral wichtig erscheint:

Die Morphogenese von Organismen und deren Mechanismen, also die Diskussion von Begriffen wie morphophysiologischer Gradient (Urbanek 1960 pp. 147 ff.). Inhibition, Polarität, Synorganisation, Differenzierung, etc.

Die Seneszenz von Organismen.

Untersuchungen über die genetische Steuerung ontogenetischer Abläufe und damit gekoppelt Fragen um das sogenannte „biogenetische Gesetz" Haeckels (Rekapitulation).

Gedankengänge über die Selbstdarstellung von Organismen.

Die Populationsgenetik (denn zwischen einer asexuell entstandenen Population (Clon) und einem unintegrierten Kormus gibt es keinen grundsätzlichen Unterschied (vgl. dazu Urbanek 1960, p. 131).

Allgemeine evolutionstheoretische Fragen.

Die Schaffung und Abgrenzung von Analogie- und Homologiebegriffen.

Probleme, die mit der — von mir so genannten — Autonomieverlagerung zusammenhängen. (Hier sei auch auf die formale Übereinstimmung zwischen „kormologischen" und soziologischen Phänomenen und Problemen hingewiesen, die auch in der Vielzahl von in beiden Forschungsgebieten analog verwendbaren Begriffen wie Integration, Spezialisierung, Delegierung, Autonomieverlagerung usw. zum Ausdruck kommt und auf die Parallelen zu Insektenstaaten.)

Fragen um die fraktionierte Genese (welches Faktum vielleicht auch für „individualisierte" Organismen, deren Integration und Autonomie also „total" sind, gilt, aber dort nicht so sichtbar ist).

Überlegungen um die „Individualität" von Organismen. Wie weit hängt z.B. die Selbstdarstellung (Automanifestation) eines Organismus, also das Mass seiner Ausgestaltung durch arts-, alters- und geschlechtstypische Symmetrien und Muster vom „Individualisierungsgrad" (Autonomiegrad) ab?

Schliesslich auch allgemeine Gestaltprobleme; es sei besonders auf die vielen Übereinstimmungen zwischen dem Erscheinungsbild von Pflanzen und kormalen Tieren hingewiesen. (Es wäre dies ein weites, noch unbearbeitetes Feld für eine zoologisch-botanische Zusammenarbeit in der morphologischen Forschung).

Schon Driesch hat dem Gedanken Ausdruck gegeben, dass Kormen gleichsam schematische Modelle für allgemeine biologische Probleme darstellen; so schrieb er 1892:

„Wäre auch nur für ein einziges Tier seine Entstehung aus Zellen so zu übersehen und als Formel darstellbar, wie es hier der Aufbau von Stöcken aus ihren Einheiten ist, so wären unsere Kenntnisse von organischen Formen auf dem Wege, auf dem sich eine spätere Erkenntnis denken lässt."

Die meisten Autoren, die sich mit kormalen Tieren befassten, hatten entweder taxonomische Interessen oder sie arbeiteten experimentell, beschränkten sich dann aber verständlicherweise auf besonders einfach organisierte, häufige und leicht züchtbare Formen, an denen sie sehr interessante, aber stets isolierte und daher schwer interpretierbare Einzelerkenntnisse gewannen. Es gibt erstaunlich wenig Autoren, die sich mit allgemeinen Problemen der Kormogenese abgeben oder abgegeben haben. Die letzten mir bekannten, breit angelegten vergleichenden und theoretischen Arbeiten über rezente kormale Organismen (*Hydroiden*, dabei auch *Plumulariiden*) sind diejenigen von Driesch aus den 90er Jahren des letzten Jahrhunderts.

1914 hat Kühn alle bisherigen Forschungsergebnisse für die Hydroiden zusammengefasst und phylogenetisch ausgewertet.

Da er dort alle *Hydroiden* behandelt und auf Probleme der Kormentektonik nur unter anderen eingeht, geben seine diesbezüglichen Angaben kein umfassendes Bild der Problematik; sie sind auch als eine momentane Inventuraufnahme der damaligen konkreten Kenntnisse gedacht gewesen. Kühns eigene Untersuchungen an *Plumulariiden* (1908) zum Problem des Stockwachstums umfassten wenige mediterane Formen; er konnte darin Driesch in einigen Punkten widerlegen und unsere faktischen

Kenntnisse über wichtige Detailfragen beträchtlich erweitern. Leider hat KÜHN seine Forschungen über das Stockwachstum nicht fortgesetzt.

Wichtige Kenntnisse und Einsichten verdanken wir des weiteren hauptsächlich BEDOT, BILLARD und HADZI. Wir verzichten aus Platzgründen auf eine zusammenfassende literarisch-historische Diskussion; im Text dieser Arbeit und hauptsächlich im angefügten Vokabular wird auf die früheren Autoren Bezug genommen, soweit ihre Aussagen unsere Problematik betreffen.

An modernen Arbeiten sind mir nur zwei des polnischen Paläontologen URBANEK bekannt (1960 und 1963); es sind Untersuchungen über *Graptolithen*; dieses sehr interessante fossile Material ist für experimentelle Untersuchungen natürlich gegenstandlos. (Bei URBANEK finden wir auch weitere Angaben über allgemeine moderne Literatur über einige unserer Probleme.)

Die Arbeiten von BEKLEMISEV sind aus sprachlichen Gründen schwer zugänglich. Aus den sehr umfangreichen und weitführenden Forschungen der Botaniker, welche viele unserer Probleme morphologisch und experimentell angegangen haben, lassen sich auch für uns Argumente gewinnen. (Siehe auch die angeführte Bibliographie.)

Die Kormenforschung ist also ein Zweig der Biologie, den es praktisch noch gar nicht (oder nicht mehr) gibt, der aber in Verbindung mit anderen Forschungszweigen sicherlich eine eminente Bedeutung hätte und zu einer Objektivierung und Abrundung unseres biologischen Bildes beitragen könnte.

In der Arbeit hier wurde mit Absicht eine ganze systematische Gruppe, die jedoch nicht zu weit gefasst und (systematisch) gut abgrenzbar ist (innerhalb der also über die Grundhomologien keine Zweifel herrschen) gewählt. Es wurde vorerst rein beschreibend und begriffsbildend versucht, Strukturen und Phänomene zu erkennen und zu systematisieren und Kategorien zu unterscheiden, vor allem im Hinblick auf ein späteres experimentelles Arbeiten. Ich hoffe, dass mit dieser Arbeit darüber hinaus auch gezeigt worden ist, dass morphologische Argumente und Gedankengänge für die biologische Diskussion nötig und kaum ersetzbar sind und dass nach morphologischen Kriterien und Methoden erlangte Fragestellungen und Erkenntnisse eine Grundlage für jede biologische Forschung sind.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Plumulariiden sind die tektonisch am kompliziertesten gebauten Kormentiere. Ihr System von über- und untergeordneten Sprossachsen erinnert durchaus an Verhältnisse bei höheren Pflanzen.

Der Aufbau solcher Kormen wird vergleichend tektonisch (vergleichend morphologisch) untersucht, indem die kormalen Komplexe analysiert werden und indem versucht wird, die Homologien und Homonomien der sie aufbauenden Teilstrukturen zu klären. Viele Begriffe mussten dazu neu geschaffen oder andere neu überdacht und in der Folge eindeutiger definiert werden (vergl. Vokabular pp. 998 ff.).

Die untersten Einheiten, aus denen sich alle Kormen der Plumulariiden zusammensetzen, sind die Zoide und die Sprossachsen; durch Integrationsleistungen werden sie zu immer höheren, komplexeren kormalen Einheiten zusammengefasst (Autonomieverlagerungen), welche sich nach jeweiligen Fraktionierungen der Kormenbildungspotenzen (d.h. Auftreten neuer Sprossachsen) auf sehr verschiedene Arten in komplizierten kormischen Gebilden anordnen können.

Die Plumulariiden sind polymorph, d.h. es gibt verschieden gestaltete Zoide, die Gastrozoide, die Nematozoide und die Gonozoide, welche in primären kormalen Komplexeinheiten, den Kormidien, integriert sind. Die Kormidien (ausgenommen die Gonokormidien) gruppieren sich ursprünglich entlang der primären kormidialen Sprossachse zu sogenannten Primärmonopodien (pp. 891-97 und 900-04).

Primärmonopodien können sich ihrerseits zu grösseren kormalen Komplexen entlang stolonalen Sprossachsen gruppieren (stolonale Kormenbildung), oder es treten nach jeweiligen Fraktionierungen in der kormidialen Kormenbildung weitere Primärmonopodien auf, welche sich nach verschiedenen Verzweigungsmodi abzweigen. Es bilden sich so Kormoide (autonome kormale Komplexe), welche aus vielen Primärmonopodien zusammengesetzt sind (pp. 904-07 ff.).

Monopodien werden gestaltlich abgewandelt zu Rhachien, Diplo- oder Polyrhachien, welche die Funktion von übergeordneten Sprossachsen erfüllen (welche ihrerseits Sprossachsen abzweigen) (pp. 908-19).

Auch in der stolonalen Fraktion der Kormenbildung kommt es zu weiteren Fraktionierungen: durch das Auftreten vertikaler Stolone entstehen polysiphone Sprossachsen, wodurch die Möglichkeiten von tektonischen Kombinationen weiter vermehrt werden (pp. 945-60).

Unter den *Statopleinae* gibt es besonders hoch evoluierte Formen. Bei dieser Unterfamilie treten zusätzliche kormale Komplexe auf, die accessorischen Sexualorgane; sie sind Organe des ganzen Kormoids. Ihre Komplexität steht in direktem Zusammenhang mit der Integrationshöhe (damit Evolutionshöhe) der Art. Interessant sind die diesbezüglichen Analogien zur pflanzlichen Blütenevolution (pp. 332-44).

Im Anschluss an den beschreibenden Teil wird versucht, anhand der Plumulariiden allgemeine kormogenetische Gesetze zu formulieren. Die wichtigsten sind die Gesetze der Fraktionierung und der Autonomieverlagerung (pp. 363).

Es werden in Kormen drei Alterskategorien unterschieden: komplexes, topologisches und absolutes Alter (pp. 971).

Kormen sind oft gute Modelle für Fragen der phylogenetischen und ontogenetischen Beziehungen (sog. Rekapitulation), indem im Laufe der Kormoontogenese früh gebildete Strukturen (die sich also im Kormus proximal befinden) oft archaischere Merkmale zeigen als sich im Kormus distal befindliche (pp. 979 83).

Verschiedene Homonomiekategorien müssen bei Kormen unterschieden werden. Am Beispiel bestimmter Strukturen wird die grundsätzliche Frage nach Homologie und Analogie gestellt (pp. 983-89).

RÉSUMÉ

Les Plumulariides sont, de tous les animaux d'organisation cormale, les plus compliqués du point de vue structural, leur système d'axes de prolifération fait penser aux plantes supérieures.

La constitution de ces cormes est examinée à l'aide de méthodes de la morphologie comparée: les complexes cormaux ont été analysés et nous avons tenté de clarifier l'homologie et l'homonomie de ses constituants. Beaucoup de termes ont dû être créés à cet effet et d'autres ont dû être définis plus précisément (cf. vocabulaire p. 998 et suiv.).

Les unités élémentaires qui constituent tous les cormes de Plumulariides sont les zoides et les axes. Par des procédés d'intégration, ils forment des unités cormales de plus en plus complexes (transfert d'autonomie), qui peuvent — après des fractionnements de la puissance cormogénétique (c'est toujours la création de nouveaux axes) — se grouper selon des modes variés en cormes très compliqués.

Les Plumulariides sont polymorphes, c'est-à-dire qu'il y a des zoides de formes différentes: les gastrozoides, les nématozoides et les gonozoides qui sont intégrés en des unités cormales complexes primaires appelées cormidies. Les cormidies (sauf les gonocormidies) se groupent primitivement le long de l'axe cormidial primaire en monopodes primaires (cf. pp. 891-97 et 900-04).

Des monopodes primaires peuvent se grouper le long d'axes stolonaux en complexes cormaux plus grands (cormogenèse stolonale); ou bien des monopodes primaires se ramifient selon des modes variés (cormogenèse cormidiale) de façon à former des cormoïdes (complexes cormaux autonomes) cormidiales complexes (cf. p. 904-07).

Des monopodes se transforment en rhachies, en diplo- ou polyrhachies qui fonctionnent comme des axes principaux donnant naissance à d'autres axes (cf. p. 908-19).

Dans la fraction stolonale de la cormogenèse nous avons également des sous-fractionnements: des stolons verticaux contribuent à former des axes polysiphoniques, ce qui permet d'augmenter encore le nombre de combinaisons possibles (cf. p. 945-60).

Parmi les *Statopleinae* il y a des formes hautement évoluées, dans cette sous-famille nous trouvons des complexes cormaux supplémentaires: les organes sexuels accessoires. Ce sont des organes du cormoide entier; leur complexité dépend du niveau d'intégration donc d'évolution de l'espèce. Il est fort intéressant de voir les analogies avec l'évolution des fleurs des plantes (cf. p. 932-44).

Nous essayons de formuler des lois cormogénétiques communes à tous les cormes d'animaux. Les plus importantes sont la loi du fractionnement des puissances cormogénétiques et la loi de transfert d'autonomie (cf. p. 963-71).

Nous distinguons trois catégories d'âges dans les cormes: l'âge complexe, l'âge topologique et l'âge absolu (cf. p. 971-74).

Souvent des cormes sont de bons modèles des relations ontogénétiques-phylogénétiques (principe de récapitulation) parce que

des structures formées en premier lieu dans la cormo-ontogenèse (qui sont donc proximales dans le corme), ont souvent des caractères plus archaïques que des structures plus distales dans le corme (cf. p. 979-83).

Il faut distinguer différentes catégories d'homonomies dans les cormes. A propos de certaines structures nous posons des questions générales d'homologie et d'analogie (cf. p. 983-89).

SUMMARY

Of all animals having a cormal organisation, Plumulariids are those which have the most complicated structure with their system of proliferating axes resembling higher plants.

The constitution of the cormae has been studied by comparative morphological methods. The cormal complexes have been analyzed and an attempt has been made to establish homologies and homonomies. New terms have had to be invented and others redefined (cf. vocabulary, pp. 998 and foll.).

The elementary units which are common to all cormae of Plumulariids are the zoides and the proliferating axes. By a process of integration they form more and more complex cormae (tranfer of autonomy) which are able—after the cormogenetic power has been broken up fractioning (by the creation of new axes)—to group themselves in different ways into very complicated cormae.

Plumulariids are polymorph, i.e. have different types of zoides: gestrozoids, nematozoids, gonozoids, which are integrated into complex cormal units known as cormidia. The latter (except the gonocormidia) are primitively grouped along the cormidial primary axis in primary monopods (cf. p. 891-97 and 900-04).

Primary monopods are able to group themselves on stolonic proliferating axes, forming larger complex cormae (stolonic cormogenesis); or primary monopods become ramified in different ways to form cormoids (autonomous cormal complexes) cormidial complexes (cf. p. 904-07).

Monopods are able to become rachis', diplo- or poly-rachis' which function as main axes giving rise to other axes (cf. p. 908-19).

In the stolon-fraction of cormogenesis, sub-fractions may be formed: vertical stolons which contribute to the formation of

polysiphonic axes thus increasing the number of possible combinations (cf. p. 945-60).

In *Statopleinae* are found to be highly evolved forms with supplementary cormal complexes beeing accessory sexual organs. These are organs of a whole cormoid, their complication depending on their integration level hence on the degree of evolution of the species. Analogy with the evolution of flowers is stressed (cf. p. 932-44).

An attempt has been made to formulate cormogenetic laws which apply to all animal cormae and of which the most important are: the law of fractioning of the cormogenetic power and the law of transfer of autonomy (cf. p. 963-71).

Three age categories are recognized in cormae: a complex age, a topological age and an absolute age (cf. p. 971-74).

Cormae are often good examples of ontogenetic-phylogenetic relationships (principle of recapitulation) because structures which appear first during cormo-ontogenesis (proximal in the corma) often have more archaic characters than those which are more distal (cf. p. 973-83).

Different types of homonomies are recognized in the cormae. The general question of homology or analogy is raised (cf. p.983-89).

ERKLÄRUNGEN ZU DEN ABBILDUNGEN IM TEXT

Verwendete Abkürzungen:

AbHth	Abortivhydrothek
ASt	Apicalstolon
B	Basisabschnitt eines Primärmonopodiums
BKl	Basiskladium
Co	Corbula
DRh	Diplorhachis
GKl	Gonokladium
GKo	Gonokormidium
Gth	Gonothek
HSt	Horizontalstolon
Hth	Hydrothek
ISg	Intersegment, Zwischensegment
Ka	Kaulus
Kl	Kladium
Ko	Kormidium
MKl	Metakladium
MPKl	Metaparakladium
NKl	Nematokladium
Nth	Nematothek
PKl	I. II. III. Parakladium (vesch. Ordnungen)
Pm	Pedunculum
PoRh	Polyrhachis
PRh	Pararhachis
PSg	Prosegment, Vorsegment
PsRh	Pseudorhachis
R	I. II. III. Ramus (versch. Ordnungen)
Rh	Rhachis
SRh	Semirhachis

Verwendete Symbole:

Symbol	Bedeutung	Symbol	Bedeutung
		α	Aufrisswinkel
▽	Hydrothek	γ	Grundrisswinkel
▼	Rhachishydrothek	V	Versalproliferation
▾	Abortivhydrothek	L L	Lateralproliferation
○	Nematothek	F	Frontalproliferation
●	Rhachisnematothek	D	Dichotomie
|	Primärmonopodium (meist Kladium)		Septen kormidialer Sprossachsen
||	Rhachis		Wirtel
	Diplorhachis		aufgelöster Wirtel
	Polyrhachis		

VOCABULARIUM

Verwendete Zeichen:

* neugeprägt
) umdefiniert
\+ absichtlich nicht mehr verwendet (weil missverständlich)
++ veraltet

A

Abortivhydrothek	Bei Rhachien und im proximalsten Segment vieler Basiskladien ist die Hydrothek reduziert. Solche reduzierte oder rudimentäre Hth. nennen wir A. Bedot: + mamelon caulinaire Faure, Nutting: + Pseudonematothek *912*, 917, 978

accessorische Tuben, — Siphone	in gemischt kormidial-stolonalen Sprossachsen (polysiphonen Spr. Achsen) die stolonalen Tuben ohne Proliferationspotenz (Begleitstolon).
accessorische Sexualorgane	siehe Sexualorgane, accessorische
Alter	*972*, Tab. 2
* absolutes —	*973*, Tab. 2
* komplexes —	*973*, Tab. 2
* topologisches —	*973*, Tab. 2
Alternation von Sprossachsen	Tab. 4, 913, 14, 15, 59
Altersgefälle	siehe Senilitätsgradient
Alterskategorien	siehe Alter
Amputation	
analog, Analogie	983-89, Tab. 4, 990
aniso — dichotom	894, 916
Anlagen, phylogenetische —	986
Apicalstolon	stolonale Fortsetzung kormidialer Sprossachsen *904*, *951*, Tab. 3, Abb. 34 Hadzi: + Kaulostolon Billard:) Stolon
Apicalteil der Corbulacosta	ist ein Meta-Parakladium 1. Ordnung Faure: région apicale
+ apophyse	Bedot f. * Meta-Parakladium
+ appendages of hydrocladium	Nutting f. * Meta-Parakladium
article	Bedot f. Segment
Ast	siehe Ramus
asexuelle Propagation	siehe Propagation, asexuelle
Astogenese	Urbanek f. Kormogenese, Stockwachstum
* Aufrisswinkel zwischen zwei Sprossachsen	*923*, 959, Abb. 19
Aufspaltungsphänomene	975, 77
Auseinanderrücken von Strukturen	976, 78
Ausfallsphänomene	913, 975-77
autark, Autarkie	898, 902, 62, 64-66, 79

* Autarkon	*966*
autolysieren, Autolyse	961
* Automanifestation	PORTMANN: Selbstdarstellung 598, *964*, *65*
Autonomie, autonom	Taf. I, 897-99, 962-65
* Autonomieverlagerung	Taf. I, *898*, *963* ff.
* Autonomon	*897*, *966*
Autozoid	autarkes, autonomes Zoid

B

* Basalstolon	Definition siehe * Horizontalstolon Verschiedene : Rhizostolon
Basalteil der Corbulacosta	ist ein Meta- Basiskladium Faure u.a.: région basale
* Basalteil (Abschnitt) des Primärmonopodiums	*903*, 909
* Basiskladium	* Trägerkladium, ein Kladium, das Parakladien trägt *929*
* Begleitstolon	Vertikalstolon einer gemischt polysiphonen Sprossachse ohne Multiplikationspotenz = accessorischer Tubus, Siphon
biogenetisches Grundgesetz	982, 990
Blüte	943
Botanik	903, 43, 88, 91, 92
branche, rameau	frz. f. Ramus
+ branchlet	NUTTING u.a. f. Kladium

C

+ Caulus	Kaulus
circlet, whorl	engl. f. Wirtel
+ Cladium	Kladium
clasper	ALLMAN f. Nematophore
Clon	990
Coenosark	Ento- und Ectoderm ohne Periderm
+ Colony	NUTTING u.a. f. Kormoid
+ Cormidium	Kormidium

+ Cormus	Kormus
Corbula	*939*, Abb. 32, 33, Taf. III, IV
Corbulacosta	*940*
Corbularhachis	*940*
Costa (Corbula-)	siehe Corbulacosta
côte	frz. f. Corbulacosta
côte proprement dite	Leloup f. Apicalteil der C. costa

D

Dactyloméride	Billard f. Nematophore, Machozoid
Dactylothèque	Billard f. Nematothek
Delegierung	Taf. I, *969*, 990
Dichotomie	905, 16, 58, 77
Dimorphismus sexueller — der Corbula	931
* Diplorhachis	*916*, Tab. 3

E

Ectoderm	961
* Einheiten, kormale —	siehe kormale E.
* Elementareinheiten, kormale —	siehe Grundeinheiten
* Elementarsprossachsen	*893*
Entoderm	961
evolutiver Trend	von engl. evolutionary trend
Exoskelett	siehe Periderm
extensiv, — e Formbildung, Extensivierung	*963*

F

Fächel (sympodium)	als F. fasste Driesch fälschlicherweise die Rhachis auf Abb. 1, 11 Billard: sympode hélicoide
fascicled stem	engl. f. polysiphoner Stamm Stelechos

	Federform von Kormoiden oder kormalen Komplexen	912, 16, 68, 88, Tab. 4
*	Fertilitätsdichte	Fertilitätsquotient
*	Fertilitätsquotient	Fertilitätsdichte 950
	Formbildung, extensive — intensive —	
	Fortpflanzung, asexuelle —	siehe Propagation
*	Fraktionen der Kormenbildungspotenzen kormidiale — stolonale —	*900*, *964*
*	fraktionierte Genese	
*	Fraktionierung (der Kormenbildung)	*964*, *969*
*	frontale Proliferation	siehe Ramification, frontale
	frontale Seite (eines Kormidiums, einer kormidialen Sprossachse, eines Kormoids)	*894*, 95, 902, 24, 25

G

*	Genese, fraktionierte	siehe fraktionierte G.
	Gestaltsevolution	989
	Gastrozoiod	*891*
++	gonangial leaf	NUTTING f. Corbulacosta
+	gonoclade	LELOUP f. Corbularhachis
+	gonoclade	BILLARD f Gonokormidium ?
+	gonohydroclade	LELOUP f. Basalteil der Corbulacosta, Metabasiscladium
)	Gonokladium	*931*, 933-36, 43 Tf. III, IV
*	Gonokormidium	*896*, Abb. 3, Tab. 3
+	Gonoméride	BILLARD f. Gonozoid
	Gonophore	*892*
	gonorhachis	960, Abb. 29-33, Tab. III, IV
	Gonosom	primäre und accessorische Sexualorgane
	Gonothek	*892*
	Gonozoid	
	Gradient	*892*
	* Integr.- und * Komplexitäts-, kormoontogenetischer	*920/1*

morphophysiologischer — (siehe URBANEK 1960)	990
Senilitäts-	974
* Grundelemente, tektonisch-morphologische Grundeinheiten	*891*, *969*, Tf. I, Tab. 2
* Grundrisswinkel zwischen zwei Sprossachsen	*922*, 959, Abb. 19

H

Hauptsprossachsen eines Kormoids	*908*
Haupttubus einer polysiphonen Sprossachse	*956*
hélicoide, sympode hél.	BILLARD f. Fächel-sympodium
heteromorph	908
Heteromorphose	976, 78
homogenetisch	984, 86
homoiolog, Homoiologie	*986*, Tab. 4
homolog, Homologie	983-89
homomorph	897, 904, 08, 12, 62, Tf. I
homonom, Homonomie	*984*
* horizontale Fraktion der stolonalen Kormenbildung	*947*
horizontale Wachstumsrichtung von Stolonen	*947*, 968
* Horizontalstolon	Basalstolon, dem Substrat entlang wachsendes Stolon
Hydranth	*891*
hydranthophore	BILLARD f. Kaulom
+ Hydrodème	BILLARD f. Kormoid
+ Hydrokaulus	Kaulus
+ Hydrokladium	Kladium
+ Hydroméride	BILLARD f. Zoid
+ Hydrophyton	ALLMAN, BALE u.a. f. Gesamtheit aller Sprossachsen ohne die Zoide
+ Hydrorhiza	KÜHN, STECHOW, u.a. f. horizontale Fraktion des Stolonsystems, Gesamtheit der Horizontalstolone

+	Hydrosom	ALLMAN f. ganzer Kormus, Gesamtheit aller Sprossachsen und Zoide. Stolonverband, Kormus
	Hydrothek	*891*

I J

	Individualität	889, 990
+	Individualitätsstufen	HAECKEL f. Autonomiestufen
+	Individuum	Zoid
	Individuum	*904*, *966*
	Inhibition, inhibitorisch	990
	Insektenstaaten	966, 90
	Integration, integrieren	(oft verwendetes Begriff)
	Integrationsgradient kormoontogenetischer	*920*
	Integrationshöhe	
	Integriertes Wachstum	971
	intensiv, -e Formbildung	*963*
+	intermediate internode	NUTTING f. Intersegment, Zwischensegment
++	Internodium engl. internode	Segment einer kormidialen Sprossachse *903*
*	Intersegment	Zwischensegment
*	intrapodiale Ramification	*904*, Tab. 3
	Intrathecalseptum	innerhalb der Hydro- oder Nematotheken gebildete Septen
	Isochronen	*974*, 980
	Isodichotomie	*905*
	Isomorphen	*980*

K

	Kaulom	Stiel des Einzelzoids
+	Kaulostolon	HADZI f. Apicalstolon
)	Kaulus (allg.)	monosiphone Hauptsprossachse eines Kormoids *949*
)	Kaulus primärmonopodialer —	*904*
	Kladiumwirtel	918
)	Kladium	von Rhachis, Diplo- oder Polyrhachis abgehendes Primärmonopodium *909*

	Kladiumsebene	918, 19, 24
	Knospung	Proliferation
+	Kolonie	Kormus, Kormoid 889, 97
*	Komplex, kormaler —	jedes aus mehreren kormalen Einheiten zusammengesetzte Gebilde
	Komplexität	*897*
*	Komplexitätsgradient kormoontogenetischer—	*920*
*	Komplexorgan	Organ im Dienste eines ganzen kormalen Komplexes und nicht einzelner Strukturen *951*
	Komplizierung, morphologische —	976, 78, 81
	Koordination	897, 98, 943, 67, 69
*	kormale Einheit	891-97, *964*, *69*, Tf. I, Tab. 1, 2
*	Kormenbildung	897-900, 962 ff.
*	Kormenbildungspotenzen	
	* kormidiale —	*967*
	* stolonal-horizontale —	*967*
	* stolonal-vertikale —	*967*
*	kormidial	894, 900
*	kormidial-stolonal kombinierte Sprossachsen	siehe Sprossachsen
	Kormidium	*894*, *897*
	steriles —	*894*, Abb. 2
	* Gono-	*896*, Abb. 3
*	Kormidiumsprossachse, kormidiale Sprossachse	*893*, 900
+	kormische Kolonie	Hadzi f. kormidiales (monosiphones) Kormoid
	Kormogenese	siehe Kormenbildung (onto- und phylogenetisch
*	Kormoid	jeweils einen Stamm besitzender (vertikaler) kormaler Komplex *948*, Tab. 3
	— monosiphones —	*920*, 920-45, Tf. II
	— polysiphones —	947-61
	Kormoontogenese	
*	kormoontogenetischer Integrationsgradient	920/21
*	kormoontogenetischer Komplexitätsgradient	920/21

	Kormus	Gesamtheit aller verbundenen Strukturen *897*, Tf. I
+	Kormus	Hadzi f. Kormoid
	Krümmung von Sprossachsen	925, 78, Abb. 20
*	Kryptodichotomie	*917*, Abb. 16

L

	Lage, relative von kormalen Einheiten	976, 78
	laterale Seiten eines Kormidiums, einer kormidialen Sprossachse	*894*
)	laterale Knospung, Proliferation, Ramification	siehe Ramification, laterale
+	laterale Knospung	Driesch f. jede nicht stolonale und nicht stolonogene Verzweigung, also synonym mit kormidial
	laterale Nematotheken	die paarigen Nematotheken direkt oberhalb der Hydrothek eines Kormidiums

M

	Machozoid	892
	mamelon caulinaire	Bedot f. rhachiale Abortivhydrothek
	Manifestation, morphologische —	*898*, *964*, *65*
	Manifestationswert, morphologischer —	Portmann: Darstellungswert *898*, *964*, *65*
	Marginalzähne	Zähnung des Hydrothekrandes (Periderms)
*	Maximalausgestaltung	921, 22, 56, 63, 71, 72, 79
	maximales komplexes Alter und maximale Grösse eines kormalen Komplexes	*922*

meristisch	984
mesiale Nematothek	(hps. Statopleinae) die unpaare Nth. unterhalb der Hth. eines Kormidiums, sie ist vielleicht aus zwei verschmolzenen Nth. zusammengesetzt 907, 78
* Metabasiskladium	Kladium, welches Parakladien trägt und reduziert ist *931*
* metagen	von einem ursprünglichen, primären Zustand sich unterscheidende, abgeleitete Eigenschaften einer Struktur oder eines Komplexes 983
Metakladium	kann Gonokladium, Nematokladium oder Gono-Nematokladium sein. Meta-Basiskladien haben eine reduzierte Anzahl Segmente (Kormidien). *930*, Tab. 3
metamer	Gliederung eines Organismus in aufeinanderfolgende Segmente, resp. Aufbau aus aufeinanderfolgenden Segmenten 984
* Metaparakladium	Parakladium, welches ein Metakladium ist, meist Nematokladium oder Gonokladium *929*
monopodial, Monopodium	Abb. 1
* Monopodium, primäres	siehe Primärmonopodium
monosiphon	rein kormidiale Sprossachsen (Kauli und Rami) und Kormoide
morphologischer Manifestationswert	PORTMANN: Darstellungswert 898, 964, 65
morphophysiologischer Gradient	(siehe URBANEK 1960) 989
multiple Genese	BRIEN 1954
* Multiplication, kormale	*898*, *969*
* Multiplicativpotenz	953, 56, 57
Mutation	983

N

	Naturexperiment	980
	Nematokladium	*931*
	Nematophore	Allman: clasper; Hincks: sarcostyle 892
	Nematothek	*892*
	Neuauftreten von Strukturen	975, 986
++	Nodium	für Septum zwischen zwei Segmenten einer kormidialen Sprossachse *903*

O

	Ontogenese (Kormoontogenese) ontogenetisch	920-26, 979-83
	Organ, kormales —	nicht autonome kormale Funktionseinheit Tab. 2
	Organ (Komplex-) siehe Komplexorgan	

P

*	Parakladium	*928*, *29*, Tab. 3, Tf. III, IV
*	Pararamus	*929*
*	Pararhachis	Corbula- und Pseudocorbularhachis *929*, Tab. 3, Tf. III, IV
	Pedunculum	frz. pédoncule proximaler, primärmonopodialer Teil einer Sprossachse, welche distal zur Rhachis wird, also auch der „ Stiel " der Corbula und der Pseudocorbula *914*, Tab. 3
	Periderm	Exoskelett der Hydroiden
	peripher im Stolonsystem	distal
+	Person	Kuhn u.a. f. Zoid
	Personalität	889
+	Personenwert	889
	Pflanzen	943, 64, 91
+	phylactocarps	Allman u.a. f. Metabasiskladien Meta-Parakladien
+	Phylaktocarpien	
+	Phylaktogonien	

	Nematokladien Corbula Pseudocorbula also für accessorische Sexualorgane
phylastogeny	Urbanek 1963 p. 237 f. Kormophylogenese
Phylogenese, phylogenetisch	Tf. II, IV, 926-28, 932, 980-89
phylogenetische Anlagen	986
pinna	Bale f. Kladium
Planula	freibewegliches Ausbreitungsstadium der Plumulariiden. Sie bildet zuerst eine primäre kormidiale Sprossachse mit einem Kormidium.
Polarität von Sprossachsen	990
polymorph, Polymorphismus	897, 900, *969*, Tf. I
* Polymorphismus, primärer secundärer usw.	*969*, Tf. I
Polyp	972
* Polyrhachis	*918*, Tab. 3
polysiphon	aus mehreren stolonalen und kormidialen Tuben (Siphonen) gebildete Sprossachse (Stelechos oder polysiphoner Ramus); Kormoid mit polysiphonen Sprossachsen.
Population	990
Potenzen	
— kormogenetische	zur Kormenbildung führende P. siehe Kormenbildungspotenzen
— (kormogenetisch-) multiplicative	953, 56, 57
— proliferative	909, 14, 45, 75
— vitale	962, 66
— spezifische	arttypische Vitelpotenzen
+ Praecorbula	Kühn u.a. f. accessorische Sexualorgane ohne Pararhachis (Genus Cladocarpus)
* Primärkormus	*969*, Tf. I

*	—, unintegrierter	*962*, *63*, 969, Tf. I
*	Primärmonopodium	*900*, *01*, Abb. 4, 900-19
*	Primärstolon	912, 46
	Proliferation	Knospung, Sprossung, Ramification
	Proliferationspunkt	923
	Proliferationstypen resp. modi	siehe Ramification
	Propagation, asexuelle	*893*, *898*, *962*, *63*, 971
	Propagationsorgane	946, 51, 67
*	Prosegment	Vorsegment *303*, Abb. 9-11, Tab. 3
+	protectiv branchlet	Nutting f. Meta-Parakladien, die accessorische Sexualorgane sind
	Pseudocorbula	Sexualorgane Lytocarpus — Pleurocarpa — Gruppe aus Pararhachis und Metakladien (Gono-Nematokladien) *934*
	Pseudomonopodium	894, 95, 901
+	Pseudonematothek	für Abortivhydrothek *912*
*	Pseudopararamus	sympodial aufgebauter Pararamus aus Parakladien *929*
*	Pseudoramification	*956*
*	Pseudoramus	*956*
*	Pseudorhachis	*912*, Abb. 11, Tab. 4

Q

	qualitative Veränderungen	siehe Veränderungen
	quantitative Veränderungen	
*	Quotient, Fertilitäts —	*950*

R

	rachis	engl. f. Rhachis
+	Radizellen	Hadzi f. Rhizostolone
	rameau, (branche)	frz. f. Ramus (Ast)
	Ramification	
	— monosiphoner (kormidialer) Sprossachsen:	904-919, Abb. 5-18, Tf. II

	dichotome —	905
	* frontale —	907, Abb. 5, 15
	* laterale —	906, Abb. 7, 8, 12-14
	* versale —	905, Abb. 6, 8-11
	— polysiphoner Sprossachsen:	956-958, Tf. V
	* kormidiale —	957
	* stolonogene —	956, 7
	* stolonal-dichotome —	958
	* Pseudo —	956
	— * intrapodiale, innere	918, Abb. 17, Tf. II
	Ramificationsmuster	958, 9, Abb. 18, Tf. II, Tab. 4
+ +	ramule	Bale f. Kladium
)	Ramus allg.	*949*
	Ramus, monosiphoner	914, *920*
	— primärmonopodialer	*904*
	— polysiphoner	954, 956-58
	Ramusebene	Parallel von einer übergeordneten Sprossachse ausgehende Rami bilden R. *924*
	Regeneration	963, 72, 76
	Reintegration	918
	Rekapitulation	982, 90
	relative Lage von Strukturen	976, 78
*	Restautonomie	959, 64, 66
)	Rhachis	*912*, Abb. 12-20, 23-33, Tf. II, III, IV, Tab. 3, 4
	Corbula-	929, Abb. 31-33, Tf. III, IV
	Diplo-	*916*, Abb. 16, Tf. II, Tab. 3
	Gono-	960, Abb. 23, 29-33, Tf. III
	Para-	*929*, Abb. 31-33, 35, Tf. III IV, Tab. 3
	Poly-	*918*, Abb. 17, Tf. II, Tab. 3
	Pseudo-	*912*, Abb. 11
	Semi-	*912*, Abb. 10
+	Rhizocaulom }	Schneider und viele deutsche Autoren f. Stelechos
+	Rhizocaulus }	
)	Rhizostolon	*951*, Tab. 3
+	Rhizostolon	Hadzi f. Basalstolon, Horizontalstolon

S

Sarkostyl	Machozoid, Nematophore
Sarkothek	Nematothek
scorpioide, sympode —	BILLARD f. Sichelsympodium
Seitenstolon	894, 903
Sekundärkormus	*969*, 970, Tf. I
Sekundärmonopodium	913-21
Sekundärstolon	894, 904, 57
Selbstdarstellung	PORTMANN f. Automanifestation (siehe dort)
* Semirhachis	Rh. mit einseitiger Anordnung der Kladien *912*, Abb. 10
Seneszenz	963, 79, 90
senil	974
Senilitätsgradient	974
Septum	903
—, intrathekales	siehe Intrathecalseptum
Seriation, kormale —	962, 63
Sexualdimorphismus	931, 40
Sexualorgane	Gonosom
— accessorische	929-45, *930*, *1*, Abb. 24-33, Tf. III, IV
—, primäre	926
Sichel, Sichelsympodium	siehe Abbildung 1, 9, 10, BILLARD: sympode scorpioide
Siphon	953
solitäres Kormidium	978, 79, Tab. 2
solitäres Zoid	893, 962, 63, Tab. 2
Soziologie	966
Sprossachse [1]	*892*, *3*
Stamm	Hauptsprossachse eines Kormoids (Kaulus oder Stelechos)
* Stelechos	polysiphoner Stamm *949*
Sterblichkeit, sterblich	971, 72
steril	943, 44
steriles Kormidium	*894*, *5*
Stockwachstum Kormogenese	991, 92

[1] Wir unterscheiden horizontale und vertikale; mono- und polysiphone; kormidiale, stolonale und gemischt kormidial-stolonale Sp.

Stolon, stolonal	*893*, 945-61, Tf. V
— *, Apical-	*904*, 954
— *, Basal-	
— *, Horizontal-	
— *, primäres —	946
—), Rhizo-	*951*, Tab. 3
— Seiten-, Sekundär-	894, 904, 57
— Vertikal-	953, 54, 68, 65
stolonal-dichotome Ramifikation	*958*
stolonale Organe	951-54, Tab. 4
stolonale kormogenetische Potenzen	945-61
stolonogen	von einem Stolon hervorgebracht
Stolonplatte	950, 67
* Stolonsystem	*945*
—, echtes	*947*
—, horizontales	949, 60, 68, Tab. 4
—, vertikales	947-49, 53-54, Tab. 4
—, horizontal-vertikal kombiniertes	979
* Stolonverband	Kormus *945*
* Struktur, kormale	allgemeinster Ausdruck für irgend einen Teil eines Kormus
* Subkomplex	928-31
Substrat	fremder Untergrund, worauf der Kormus oder das Kormoid betestigt sind
Sympodium, sympodial	
Sympodium, sympodial	894, Abb. 1
Sympodium, Fächel-	Abb. 1, 11
—, Sichel-	Abb. 1, 9, 10
Synorganisation	960

T

Tentakel	892, 900
Teratologie, teratologisch	980
terminale (vorauswachsende) Vegetationsspitze	*946*
Thornsteinsons'sche Regel	980
Tierstock	889, 983
Tierverband	889
tige	frz. f. Stamm

* Trägerkladium	Basiskladium
Trend, evolutiver aus engl.: evolutionary trend	943, 960
Trophosom	Gesamtheit aller sterilen Strukturen eines Kormoids
Tubus	Siphon

U

Überkomplex	928, 63, 73, Tab. 2
Umpolung von Sprossachsen	976, 78
* Umrisslinien eines kormalen Komplexes z. B. Kormoids	*922*, *959*, Abb. 18, Tab. 4
* Umrissmuster eines kormalen Komplexes	siehe Umrisslinie
Unsterblichkeit	963, 71, 72
Unterkomplex	972, 73, Tab. 2

V

Vegetationsspitze einer Sprossachse, terminale	*946*
vegetative Fortpflanzung, Vermehrung	siehe asexualle Propagation
Veränderung	974-88
—, der relativen Lage	976-78
—, qualitative	976
—, quantitative	975-77
Verbreiterung von Nematokladien	978, 939/40
Verdickung von Sprossachsen	917, 98
Verdoppelung	917
Vereinfachung von Strukturen	976, 78
Vergrösserung von Strukturen	976, 78
Verkleinerung von Strukturen	976, 78
versale Proliferation	siehe Ramification, versale
versale Seite einer kormidialen Sprossachse, eines	

Kormidiums, eines Kormoids	894, 924
Verschmelzung von Strukturen	939, 50, 54, 60-61, 75-78, 81, Tab. 4
Verstärker	951, 54, 56
* Verteilungsmuster der Sexualorgane-	926, 50, 59, 88, Abb. 35
* vertikale Fraktionen der stolonalen Kormenbildung	900, 48, 86
vertikales Wachstum von Stolonen	947, 53, 68
* Vertikalstolon	953 ff.
* Verzweigungsmuster	Ramificationsmuster
Vorsegment	Prosegment

W

Wachstum	898, 971
—, integriertes	971
—, kormales	971-75
whorl, circlet	engl. für Wirtel
Winkeldrehung	915, 977
Winkel zwischen Sprossachsen	919, 122, 24, 59, 77, 78
—, Aufriss —	*923*, Abb. 19
—, Grundriss-	*923*, Abb. 19
Wirtel	918

Z

zentral im Stolonsystem	proximal 953, 54
Zoid	*891*
Zoidfläche	*924*, Abb. 19, Tab. 4
Zusammenrücken von Strukturen	976, 78
+ Zweig	STECHOW f. Ramus
Zwischensegment	Intersegment

BIBLIOGRAPHIE

Die ältere systematische Literatur ist hier nicht aufgeführt, das meiste ist bei Bedot 1921-1923: *Notes systématiques sur les Plumularides* zusammengestellt. Hier seien lediglich die Namen der wichtigsten Autoren angegeben:

Alder, J.	Lamarck, J.
Babic, K.	Lamouroux, J.
Bale, W.M.	Lendenfeld von, R.
Bedot, M.	McCrady, J.
Billard, A.	Marktanner-Turneretscher, G.
Broch, H.	Meneghini, G.
Busk, G.	Nutting, C. C.
Clark, S. F.	Pictet, C.
Clarke, S. F.	Ritchie, J.
Fewkes, J. W.	Sars, G. O.
Heller, C.	Schneider, K. C.
Hincks, T.	Stechow, E.
Jäderholm, E.	Torrey, H. B.
Johnston, G. H.	Warren, E.
Kirchenpauer, G. H.	

Die neuere systematische Literatur wurde nur in das Literaturverzeichnis aufgenommen, soweit sie mit dieser Arbeit in einer direkten Beziehung steht.

Die wichtigsten, der im Literaturverzeichnis fehlenden Autorennamen seien hier aufgezählt:

Da Cunha, A. X.	
Deevey, E. S.	Nicolas, E. G. S.
Fraser, C. Mc L.	Pennycuick, P. R.
Hamond, R.	Rossi, L.
Hodgson, M. M.	Totton, A. K.
Jarvis, F. E.	Trebilcock, R. E.
Kramp, P. L.	Vervoort, W.

Arber, A. 1950. *The Natural Philosophy of Plant Form.* Cambridge Univ. Press.

Bäschlin, K. 1931. *Reduktionserscheinungen bei Hydroiden.* Verh. Schweiz. Nat. Forsch. Ges. 3, 341 Chaux-de-Fonds.

Bedot, M. 1917. *Le genre Antennella.* Rev. suisse Zool. 25, 5, 111-129.

BEDOT, M. 1917. *Le genre Nemertesia.* Mém. Soc. Phys. et Hist., Nat. Genève39, 1, 15-52.

— 1918. *Essai sur l'évolution du règne animal et la formation de la société.* Alcan/Georg édit. Genève et Paris.

— 1919. *Le développement des colonies d'Aglaophenia.* Comptes rend. Séances Soc. Phys. et Hist. nat. Genève 36, 50 ff.

— 1921-1923. *Notes systématiques sur les Plumularides.* Hier ist die ältere systematische Literatur zusammengefasst.

— 1921. Id., *1re partie.* Rev. suisse Zool., 28, 15, 311-356.

— 1921. Id., *2e partie.* Rev. suisse Zool., 29, 1, 1-40.

— 1923. Id., *3e partie.* Rev. suisse Zool., 30, 7, 213-242.

— 1922. *Les caractères sexuels secondaires des Plumularides.* Rev. suisse Zool., 29, 4, 147-166.

BEKLEMISEV, V. N. 1950. *K probleme individualnosti v biologii.* Usp. Sov. Biol., 29, 1, 91-120 Moskva.

— 1958. *Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen* (russ. Orig. Moskau 1952). *Band 1 Promorphologie.* Berlin, 1-441.

BEUTLER, R. 1926. *Beobachtungen an gefütterten Hydroidpolypen.* Zschr. vergl. Physiol. (Abt. C. Zschr. wiss. Biol.).

BILLARD, A. 1904. *Contribution à l'étude des Hydroides.* Ann. Sc. nat. 8e série Zool. 20, 1-236, Paris.

— 1913. *Les Hydroides de l'expédition du « Siboga ». I. Plumulariidae.* — Résultats expédition du « Siboga » Monogr. 7 (a) Leiden.

BOUILLON, J. 1957. *Etude monographique du genre Limnocnida (Limnoméduse).* Ann. Soc. Royale Zool. Belg., 87, 2, 251-500.

BRIEN, P. 1942. *Etudes sur deux Hydroides gymnoblastiques.* Acad. Royale Belge sc. mém. coll. 8°, 20, 1 ff.

— 1954. *A propos des Bryozoaires Phylactolémates.* Bull. Soc. Zool. France 79, 4, 203-239.

BRINCKMANN, A. Neben andern Arbeiten: *Über den Generationswechsel von Eucheilota cirrata* (Hæckel). Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 31, 1, 82-89.

BROCH, H. 1924. *Hydroida und Trachylina.* Handbuch der Zoologie begonnen von W. Kückenthal, 1.

— 1933. *Zur Kenntnis der adriatischen Hydroidenfauna, (Arten und Variationen).* Skrifter av det Norske Videnskaps, Akademi i. Oslo. I. Mat. Naturv. Klasse 1933, 4.

CAULLERY, M. 1913. *Les problèmes de la sexualité.* Bibliothèque de Philosophie scientifique, Paris.

CHILD, Ch. M. 1915. *Individuality in Organisms.* 1-361, Chicago.

— 1941. *Patterns and problems of development.* 1-111, Chicago.

CROWELL, S. 1957. (Together with WYTTENBACH Ch.). *Factors Affecting Terminal Crowth in the Hydroid Campanularia.* Biol. Bull. 113, 2, 233-44.

Driesch, H. 1889-1890. *Tektonische Studien an Hydroidpolypen.*
— 1889. I. *Die Campanulariden und Sertulariden.* Jenaische Zschr. Natw. 24 N.F. 17, 1, 189-226.
— 1890. II. *Plumularia und Aglaophenia. Die Tubulariden.* Id., 24 N.F. 17.
— 1890. III. (Schluss) *Antennularia.* Id., 25 N.F. 18, 467-479.
— 1890. *Die Tektonik von Plumularia catharina (Johnston) (ein Nachtrag).* Zool. Anz. 60, 50.
— 1890. *Die Stockbildung bei den Hydroidpolypen und ihre theoretische Bedeutung.* Biol. Centr. bl. 2, 1, 14—21.

Emberger, L. 1951. *L'origine de la fleur.* Experientia, 7, 5, 161-168, Basel.

Faure, C. 1960. *Etude des phénomènes de reproduction chez Aglaophenia pluma (L.).* Cah. Biol. Marine, 1, 185-204.

Gerard, R. W. 1956. *Levels of Organization.* In: Currents in Modern Thought, 12, 5.
— 1957. *Units and Concepts of Biology.* Science, 125, 3245, 429-433.

Hadži, J. 1915. *Über die Regeneration (Renovation) der Hydranthen bei thekaten Hydroiden.* „Rad", 208 (deutscher Auszug), 89-118.
— 1919. Ergebn. biol. Erforsch. d. adriat. Meeres-*Hydroiden-Kladogonie der Hydroiden und Stologonie im Allgemeinen.* Nat. wsch. Erforsch. Kroatiens und Sloweniens 14, 1-30.
— 1925. *Variation des Gattungscharakters bei einem thekaten Hydroiden.* Zschr. wiss. Zool. 25.

Häckel, E. 1866. *Generelle Morphologie.* Berlin.

Hauenschild, C. 1952. (Zusammen mit Kanellis). *Kulturversuche mit Hydractinia echinata.* Praktika der Athener Akademie 27, 11-18.
— 1953. (Zusammen mit Kanellis). *Experimentelle Untersuchungen an Kulturen von Hydractinia echinata zur Frage der Sexualität und Stockdifferenzierung.* Zool. Jahrbücher Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 64, 1, 1-96.
— 1956. *Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung asexueller Klone bei der Hydromeduse Eleutheria dichotoma.* Z. Natf. 11 B, 7, 394-402.

Hyman, L. 1940. *The Invertebrates vol. I.* MacCraw-Hill, New York-London.

Jickeli, C. F. 1882. *Der Bau der Hydroidpolypen II.* Gegenbaur's Morphol. Jahrb. 8, 580 ff.

Jungersen, H. 1886. *Über Bau und Entwicklung der Kolonie von Pennatula.* Zschr. wiss. Zool. 47, 4.

Kälin, J. 1935. *Über einige Grundbegriffe in der vergleichenden Anatomie und ihre Bedeutung für die Erforschung der Baupläne der Tiere.* Compt. rend. XII[e] congr. Intern. Zool. Lisbonne 1935, 647-664.

KÄLIN, J. 1945. *Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen.* Bull. Soc. Fribourgeoise sc. nat. 37, part. scientifique, 1-30.

KANELLIS, A. Siehe HAUENSCHILD.

KRYZANOWSKA, S. G. 1939. *Das Rekapitulationsprinzip und die Bedingungen der historischen Auffassung der Ontogenese.* Acta Zool. Stockholm 20, 1-87.

KÜHN, A. 1909. *Studien zur Ontogenese und Phylogenese der Hydroiden — I. Sprosswachstum und Polypenknospung bei den Thecaphoren.* Zool. Jahrb. 28, 2, 387-476.

— 1914. *Entwicklungsgeschichte und Verwandschaftsbeziehungen der Hydrozoen.* Ergebn. Fortschr. Zool. 45. 1. Teil: Hydroiden.

LELOUP, E. 1932. *L'homologie des parties constituantes du gonosome chez les genres Thecocarpus et Aglaophenia et la classification des Aglaopheniidae.* Bull. Mus. royal d'hist. nat. Belgique, 8, 1, 1-26.

— 1933. *La morphogenèse des colonies chez l'hydraire Aglaophenia pluma (L.).* Bull. Mus. royal d'hist. nat. Belgique, 9, 2.

— 1952. *Faune de Belgique Coelentérés.* Inst. roy. Sci. nat. Belge 1952, 1 283, und andere systematische Arbeiten.

MERGNER, H. 1957. *Die Ei- und Embryonalentwicklung von Eudentrium racemosum Cavolini.* Zool. Zb. (Anat.) 76, 1, 63 164.

MILLARD, N.A.H. 1962. *The Hydrozoa of the South and West Coasts of South Africa Part I The Plumulariidae.* Ann. South. African Museum 46, 11, 261 319.

MILLER, R. L. Siehe OLSON C. C.

NÄF, A. 1927. *Die Definition des Homologiebegriffes.* Biol. Zentralbl. 47.

NAUMOW D. V. 1960. *Hydroids and Hydromedusae of the marine brackish and freshwater basins of the USSR.* Izdav. zool. inst. Akad. Nauk SSSR 70, 1 626.

OLSON, C. C. 1958. (Together with MILLER R. L.). *Morphological Integration* Chicaco.

PARKER, G. H. 1920*a*. *Activities of Colonial Animals. I. Circulation of Water in Renilla.* Journ. Exp. Zool. Harward Coll. 31, 3.

— 1920*b*. II. *Neuromuscular Movements and Phosphorescence in Renilla.* Id., 31, 4.

PERRIER, E. 1897. *Les Colonies animales (et la formation des organismes).* Masson édit., Paris.

PETER, K. 1922. *Über den Begriff der Homologie und seine Anwendung in der Embryologie.* Biol. Zentralbl. 42.

PLATE, 1922. *Allgemeine Zoologie I.* Jena.

PORTMANN, A. 1960. *Neue Wege der Biologie.* Piper Verlag, München.

REISINGER, E. 1961. *Morphologie der Coelenterata, acoelomaten und pseudocoelomaten Würmern.* In: allgemeine Morphologie der Metazoa. Fortschr. d. Zool. 13, 18-38.